

p.c. 8

(8)

DER GESCHMACK, PERIFER UND CENTRAL. ZUGLEICH EINE SKIZZE
DER PHYLOGENETISCHEN VERÄNDERUNGEN IN DEN
SENSIBELN VII, IX UND X WURZELN.

Vortrag gehalten in „de Nederlandsche Vereeniging voor Psychiatrie en
Neurologie” in Utrecht, 12 Dec. 1913.

VON

C. U. ARIËNS KAPPERS, *Amsterdam.*

Overgedrukt uit de PSYCHIATRISCHE EN NEUROLOGISCHE BLADEN, 1914, No. 1 en 2.





Der Geschmack, perifer und central. Zugleich eine Skizze der phylogenetischen Veränderungen in den sensibelen VII, IX und X Wurzeln.

Vortrag gehalten in „de Nederlandsche Vereeniging voor Psychiatrie en Neurologie“ in Utrecht, 12 Dec. 1913.

VON

C. U. ARIËNS KAPPERS, *Amsterdam.*

c

I N H A L T.

Einleitung (Allgemein chemischer Sinn und Geschmack).....	S. 22	1
Verbreitung der Geschmacksknospen bei verschiedenen Tierklassen.....	S. 36	5
Die Geschmacksnerven	S. 92	11
Die sonstigen Fasercomponenten der Geschmacksnerven und das centrale Verhalten dieser Nerven	S. 98	17
Beim Neunauge	S. 98	17
Bei den Haien	S. 101	20.
Bei Knochenfischen	S. 105	24.
Bei Amphibien	S. 114	33
Bei Reptilien	S. 119	30.
Bei Vögeln	S. 128	42
Bei Säugern	S. 128	44
Schlussfolgerungen	S. 137	56

EINLEITUNG.

(*Allgemein chemischer Sinn und Geschmack.*)

Es ist nicht meine Absicht in diesem Vortrag, welche in erster Stelle als anatomische Skizze gemeint ist, die physiologische Bedeutung des Geschmacks als Sinnesorgan zu schildern oder es abzugrenzen von den ihm nahe oder anscheinend nahe verwandten Sinnesorganen.

Drei Wahrnehmungen werden doch öfters zusammen genannt: der Geruch, der Geschmack und der undifferenzierte chemische Sinn.

Beim Organ des Geruchs werde ich hier nicht stehen bleiben. Durch seinen periferen Bau, so wie durch seine centralen Verbindungen ist es so verschieden von dem Organismus des Geschmacks

dass man vom anatomischen Gesichtspunkte von einem anverwandten Organ gar nicht reden kann.

Wohl muss ich aber bei dieser Gelegenheit etwas mitteilen über den undifferenzierten chemischen Sinn, auch wohl den allgemeinen chemischen Sinn genannt, wovon uns namentlich durch die Untersuchungen von Braeuning¹⁾ Parker²⁾, Sheldon³⁾ und Cole⁴⁾ mehr bekannt geworden ist.

Namentlich Parker und Sheldon haben sich auf diesem Gebiete sehr verdient gemacht. Ich werde über ihre Untersuchungen hier einiges mitteilen:

Bei einem Tier, welches auf der ausseren Haut keine Geschmacksknospen hat — *Ammocoetes* — fand Parker eine Empfindlichkeit für Salze (NaCl), Alkalien (NaOH), Säure (HCl) und Amara (Quinin); (Eigenthümlicherweise nicht für Zucker).

Auf diesen Stoffen wurde von dem Tiere am stärksten reagiert wenn der Stoff auf den Kopf appliciert wurde. Der Schwanz war weniger empfindlich, und der Rumpf am wenigsten.

Während also bei diesem Versuch — sowie durch Sheldon's Versuch mit einem kleinen Haifisch der auch keine Geschmacksknospen auf dem Aussen-Körper hat, genügsam bewiesen wurde, dass die gewöhnlichen Hautendigungen der Kopf- und Rückenmarksnerven empfindlich sind für solche Reize, hat Parker auch noch Versuche angestellt mit einem Fische: *Ameiurus nebulosus*, der ausser den gewöhnlichen Hautendigungen der Rückenmarksnerven und den Organen des Lateralsystems auch Geschmacksknospen in der Körperhaut hat.

Er fand dass diese Tiere am Schwanz und Körper gleichmässig empfindlich waren für Salz, Saure und Alkali, dass aber der Kopf noch empfindlicher dafür war und für Chinin sogar nur der Kopf empfindlich war.

¹⁾ Braeuning hat sich namentlich Mühe gegeben die Erscheinungen von Osmose und Diffusion zu analysieren, welche bei diesem Prozesse eine Rolle spielen.

Siehe: Zur Kenntnis der Wirkung chemischer Reize. „Archiv für die gesammte Physiologie“, Bnd. 102, 1904. S. 163.

²⁾ Parker. The sense of taste in fishes. „Science“ Nr. 27. 1908.

Parker. The sensory reactions in *Amphioxus*. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences Vol. 43. 1908. S. 403.

Parker. Smell, taste and chemical sense in Vertebrates. Academy of Natural Science in Philadelphia. March 1912.

³⁾ Sheldon. The reactions of the dogfish to chemical stimuli. Journal of Comparative Neurology. Vol. 19.

⁴⁾ Cole. Reaction of frogs to chlorides of ammonium, potassium, sodium and lithium. „Journ. of Comp. Neur.“ Vol. 20. 1910.

Parker that nun Versuche um nach zu weisen welche Nerven diesen chemischen Sinn übermitteln. Er teilte dafür seine Exemplare von *Ameiurus* in 4 Gruppen ein. In der *ersten Gruppe* wurden die tractus olfactorii durchschnitten. Es zeigte sich dass dieses gar keinen Einfluss ausübte auf das Zustandekommen der Reaction.

In der *zweiten Gruppe* wurden die Nerven des Lateralorganes durchschnitten und auch dieses hatte keinen beeinträchtigenden Einfluss auf die chemische Reaction.

In einer *dritten Gruppe* wurde der Hautfacialis, der bekanntlich die Geschmacksknospe der Aussenhaut innerviert, durchtrennt und auch dieses hatte nicht den geringsten Einfluss.

In der *vierten Gruppe* wurden schliesslich sowohl der Nerv der Lateralorgane wie der Geschmacksknospenerv durchschnitten, aber auch dieses blieb ohne Einfluss.

Es blieb also nur übrig dass die chemischen Reize übermittelt werden durch die spinalen Hautnerven, und weil man an den Stellen wo die chemischen Reize appliciert wurden, viele freien Nervenendigungen in der Haut findet, achtet der Autor es wahrscheinlich, dass diese freien Endigungen der sensibelen Rückenmarks-Wurzeln die chemischen Reize übermitteln.

Mann sollte meinen können, dass -- wenn das Tier auf die oben- genannten chemischen Lösungen reagiert, es nur reagiert auf der Tastempfindung, welche den auf seinen Körper fallenden Tropfen Salz, Quinin etc. auslöst, und dass der eigentliche chemische Reiz dabei keine Rolle spielt. Diese Möglichkeit wurde aber durch Parker und Sheldon beseitigt. Der Versuch wurde nämlich so gemacht, dass man erst an der Hautstelle welche man untersuchen wollte, destilliertes Wasser tröpfeln liess, bis die Reaction des Tieres auf diesen Fallreiz aufhörte. Liess man dann auf derselben Stelle einen Tropfen Quinin fallen dann wurde sofort wieder eine Reaction ausgelöst.

Auch könnte Parker (bei *Amphioxus*) den chemischen Reiz ermüden und so den tactilen absondern.

Dass tactiler und chemischer Reiz nicht dasselbe sind bei diesen Experimenten wird auch dadurch wahrscheinlich gemacht dass die tactile Reizreaction meistens schneller auftritt als die Reaction auf chemischen Reizen.

Schliesslich zeigt sich noch darin die Individualität beider Reize dass bei Application von Cocain die Haut eher gefühllos gemacht wird für tactile Reize als für chemische.

So kann man also mit grosser Wahrscheinlichkeit nachweisen, dass tactile und chemische Reize (wenngleich sie vielleicht an

denselben Bahnen entlang ziehen) zwei prinzipiell verschiedene Empfindungen sind.

Andererseits beweist uns aber auch der letztgenannte Versuch der Cocaïnisierung wieder, dass allgemeine chemische Empfindlichkeit etwas anderes ist als Geschmacksempfindung. Bei der Geschmacksempfindung zeigt sich doch das umgekehrte Verhalten zum Cocain: sie wird nicht später aber eher betäubt als die tactile Empfindung.

Auch findet man in so fern ein Unterschied zwischen allgemeinen chemischen Sinn und Geschmack, obschon die Reizstoffe bei beiden dieselben sein können, dass der erste immer negative (d. i. Abwehr-) Reflexe auslöst und der andere oft positive Reflexe und muss man sich abfragen: welche ist denn die besondere Bedeutung des *Geschmacksorganes* und deren Nerven.

Versuche von C. J. Herrick (1903) ¹⁾ genommen mit verschiedenen Knochenfischen zeigen dass mit Geschmacksknospen reich versehenen Hautoberflächen Körperbewegungen hervorrufen wenn sie mit *Nahrung* (Fleisch, oder Fleischsaft) in Berührung kommen. Er konnte nachweisen dass diejenigen Tiere deren Körperhaut reichlich mit Geschmacksknospen versehen ist (Siluroiden, Cyprinoiden, Gadiden) reagieren auf sapide Nahrungsstoffe wenn dieselben mit der Haut in Berührung gebracht werden, während bei anderen Tieren, welche keine Geschmacksknospen auf dem Aussenkörper haben (Prionotus, Opsanus) auch keine Reaction aufweisen wenn ihre Haut mit Nahrungsstoffen in Berührung kommt. Während die erstgenannten die Nahrung, welche sie berührt, suchen, reagieren die zuletzt genannten gar nicht oder entfliehen die mit der Nahrung zusammen gehende tactile oder chemische Berührung.

Parker bestätigte diese Wahrnehmung und fand dass Fische mit durchschnittenen Geschmacksnerven — *auch wenn sie noch reagieren blieben auf Salz, Lauge, Sauer und Bitter* (s. oben) *nicht mehr auf Nahrung reagierten*. Man wird also nicht Fehl gehen den Geschmacksknospen und Geschmacksnerven auch bei Fischen eine bedeutende Rolle zuzuschreiben bei der Beurteilung der Nahrung.

Doch zeigt sich bei diesen Versuchen eine Eigentümlichkeit, die von prinzipieller Bedeutung ist, indem Herrick ²⁾ fand, dass die ungestörte Existenz der Geschmacksknospen allein oft nicht genügt um diese Reaction hervorzurufen.

¹⁾ On the phylogeny and morphological position of terminal buds of fishes. „Journ. of Comp. Neur.“ 1903.

²⁾ Organ and sense of Taste in Fishes. Woodshole Bulletin 1902 (1904). Siehe auch: On the centers for taste and touch in the Medulla Oblongata of Fishes. „Journal of Comparative Neurology“. Vol. 16, 1906,

Die Reaction erfährt nämlich eine erhebliche Störung wenn die Nerven durchschnitten sind welche das betreffenden Geschmacksknospenareal mit *tactilen* Fasern versehen. Herrick lässt sich darüber in seiner Arbeit von 1906 (p. 404 l.c.) folgendermassen aus: „It has been shown that fishes find their food ordinarily by the simultaneous use of both taste and touch — though either sense alone may — upon occasion call forth the feeding reflexes and the gustatory and tactile centers may be experimentally isolated by training“.

Diese Wahrnehmung ist eine ausserordentlich wichtige und scheint mir auch die Erklärung zu geben von einer von Parker beobachteten Tatsache, (l.c. 1912) dass bei einem Fisch wo der Geschmacksnerv für die aussere Rumpfhaut intact war aber durch Durchschneidung des Rückenmarks die Correlation gestört war zwischen den (spinalen) Tastsinn des betreffenden Gebietes und den (bulbären) Geschmackssinn desselben Gebietes die Nahrungsreaction ausblieb ¹⁾.

Wir werden sehen dass diese Correlation zwischen Geschmackssinn und Tastsinn nicht nur physiologisch eine sehr bedeutende Rolle spielt, sondern auch in der Anatomie der Geschmackscentren und deren Verbindungen aufs klarste zum Ausdruck kommt.

Ich werde jetzt zur anatomischen Beschreibung der Geschmacksnerven und Centren übergehen und dabei die periferen Verhältnisse, sowohl wie die centralen Endigungen behandeln und auch den Einfluss der letzteren auf den effectorischen Systemen kurz erwähnen.

VERBREITUNG DER GESCHMACKSKNOSPEN.

Für die Beurteilung der Verbreitung des periferen Geschmacks ist es notwendig zu wissen ob das perifere Organ in allen Klassen von Vertebraten so typisch gebaut ist dass dadurch eine Vergleichung seiner Verbreitungsgebiete in der Vertebratenreihe möglich ist.

Letzteres ist nun tatsächlich der Fall.

Bei allen Vertebraten ²⁾, ausgenommen Amphioxus, kommt das Geschmacksgeschehnisse in typischer Bauart vor, und lassen sich darin die drei

¹⁾ Parker selber ist mehr geneigt das ausbleiben der Nahrungsreaction aus der gestörten Motilität zu erklären. Mit Hinsicht auf den Darstellungen Herrick's scheint mir die Ursache viel mehr in der gestörten Correlation von Geschmack mit Tastsinn zu liegen.

²⁾ Bei Evertrebraten kommen, in so ferne mir bekannt ist, Geschmacksknospen nicht vor.

Elemente des Aufbaues: Stiften tragende ¹⁾ Neuro-epithelzellen, Stütz- oder Hüllzellen und Basalzellen nachweisen.

Bekanntlich umspinnen die Fasern der Geschmacksnerven die Neuro-epithelzellen und sind sie keine Ausläufer davon: *Lenhossek, Retzius*. ²⁾

Die Knosp-ähnliche Anordnung dieser Elemente, sowie der Stiften-saum welcher den Eingang zur Knospe umgiebt, werden in wenig modifizierter Form bei allen Vertebraten zurückgefunden.

Für Fische sind sie von *Lenhossek, Retzius, Landacre, Herrick* und *Johnston*, für die Amphibien u. m. von *Retzius*, für die Reptilien von *Merkel, Leydig, Bath*, für die Vögel von *Bath* und *Botezat* beschrieben, während sie schliesslich für die Säuger und den Menschen von einer ganzen Reihe von Untersuchern beschrieben worden sind (sehr eingehend u. m. von *Poulton* und *Tuckerman*).

Die Geschmacksknospen sind ursprünglich entodermale Gebilde (*Johnston*), ³⁾ keine ectodermale. Bei den meisten Tieren treten sie zuerst an der Pharynx auf.

Während aber die Form und Zusammensetzung dieser Becher, sowie ihr erstes Auftreten im Entoderm in den principiellen Punkten wenige Unterschiede darbietet, ist dagegen ihre Zahl und ihre Verbreitung in der Vertebratenreihe sehr verschieden, und diese Verschiedenheit in Verbreitung des Geschmacksorganes geht Hand in Hand mit Unterschieden im Bau und Verbindungen ihrer Centren welche ein interessantes Licht scheinen lassen auf die Gesetze welche die Bahnbildung im Gehirn beherrschen und die Lage der effectorischen Centren bedingen.

Da es zu viel Raum nehmen würde die Verbreitung der Knospen bei allen Ordnungen zu beschreiben, werde ich von jeder Klasse nur ein oder zwei Beispiele kurz erwähnen.

Bei den primitiveren Fischarten: den *Neunaugen*, (*Schneider, Retzius*) ist die Ausdehnung, der Geschmackbecher im larvalen Zustand ganz auf den Pharynx und Kiemenhöhlen beschränkt also

¹⁾ Die s. g. Hare der Geschmackszellen sind viel kürzer und dicker als die der Lateralorgane. Man thut daher besser sie als Stifte zu bezeichnen, weil sie sich gerade dadurch kennzeichnen. Vergleich *C. J. Herrick* (l. c.). Die Geschmacksknospen unterscheiden sich ausserdem von den Lateralorganen, weil sie nicht in Vertiefungen liegen.

²⁾ *Retzius*. Ueber Geschmacksknospen bei *Petromyzon*. *Biolog. Unters.* N. F. Bnd. V, S. 69, Tafel XXVII.

³⁾ *Johnston* The limit between ectoderm and entoderm in the mouth and the origin of taste buds; I. Amphibia, „*American Journal of Anatomy*“, Vol. 10 1910; S. 41.

auf entodermalen Gebieten. Nur bei ausgewachsenen Petromyzonten, Johnston¹⁾, sollen auch auf der Aussenhaut des Kopfes und bei den Kiemen einige Knospen vorkommen.

Bei den *Haiartigen* bleiben, in sofern wir bis jetzt wissen, die Knospen auf der Mundhöhle und Kiemenhöhlen beschränkt.

Unter den *Ganoïden* aber findet man bereits eine ziemlich erhebliche Ausdehnung des proximalen Geschmacksreales über die Lippen und auf den Kopf und sind namentlich die typischen Barthaare²⁾, welche an der Unterkiefer von Acipenser — vier in Zahl — vorkommen, reichlich mit Geschmacksknospen versehen (Johnston³⁾).

Auch bei den *Knochenganoïden* findet man, wenigstens bei *Amia Calva*, eine Ausdehnung der Geschmacksknospen auf der Kopfhaut (Allis⁴⁾).

Die Verbreitung der Geschmacksorgane auf der Aussenhaut findet eine erhebliche Ausdehnung bei manchen *Knochenfischen* wo ihr Verhalten in letzter Zeit namentlich von Herrick untersucht wurde, der in seiner Arbeit im Woodshole Bulletin (l.c.) eine ganz ausführliche Liste von der Verbreitung dieses Organes bei verschiedenen Teleostiern giebt⁵⁾.

Dieser Hautgeschmack — wenn ich ihn so nennen darf — wird bei allen Tieren, welche sie besitzen — innerviert von demjenigen Nerven, welcher das proximale Geschmacksgebiet der Mundhöhle innerviert: dem Nervus facialis sensibilis. Man muss ihn betrachten als eine Geschmacksverbreitung, welche aus dem vorderen Abschnitt der Mundhöhle hervorgegangen ist.

In Uebereinstimmung damit ist die Tatsache dasz die Hautgeschmacksknospen solcher Teleostier ontogenetisch zuerst in der Nähe der Lippen auftreten und dann während der weiteren Entwicklung

¹⁾ Johnston, The brain of Petromyzon. „Journal of Comparative Neurology“. Vol. 12, 1902 (S. 46—47).

Derselbe: The cranial nervecomponents of Petromyzon (p. 188). — „Morphologisches Jahrbuch“, Bd. 34, 1905.

²⁾ „Haare“ darf man diese Geschmacksexplorationsorgane eigentlich nicht nennen. Es sind mit Haut bekleidete und mit Muskeln versehene Fortsätze die sich selbständig bewegen können und ihre motorische, wie tactille Innervation vom Trigemini erhalten. Ihre Geschmacksknospen werden vom VII innerviert.

³⁾ Johnston. The brain of Acipenser. Fischer, Jena 1901.

⁴⁾ Allis. On the muscular system and cranial nerves of *Amia Calva*. „Journal of Morphology“, Vol. V, 1897.

⁵⁾ Nicht bei allen Teleostiern dehnen sich die Geschmacksknospen auf der äusseren Haut aus z. B. nicht bei *Opsanus* und *Prionotus* (Herrick) Gerade hierdurch war es Herrick möglich seine interessanten Versuche (s. oben) an zu stellen.

allmählich sich caudalwärts über den Körper ausdehnen, wie von Landacre¹⁾ nachgewiesen wurde.

Die grösste Zahl der Knospen findet man bei Fischen die auf den Boden leben, d.i. bei den meisten Cyprinoïden und Siluroïden; auch Cabliau und Schelfisch sind aber reichlich versehen.

Nicht selten geht die grosze Ausbreitung zusammen mit einer Vergrösserung und Vermehrung der Haarenzahl der Geschmacksbart z. B. bei Ameiurus, wo 6 auf den Unterkiefer und 2 auf den Oberkiefer vorkommen. (Vergl. Fig. 4, Tafel 1).

Die Verbreitung überschreitet aber das Kopfareal bedeutend bei einigen Arten wie z. B. bei Ameiurus melas (Landacre l.c.), wo sie sich fast über den ganzen Körper verbreiten und auch beim Cabliau, wo namentlich die freien Brustflossen²⁾ reichlich damit besetzt sind und förmlich Explorationsorgane für den Geschmack darstellen (Herrick³⁾).

Bei all diesen Tieren, wo die Verbreitung des Geschmacksorganes auf dem Körper eine so enorme Ausdehnung erfährt, findet man stets eine entsprechende Ausdehnung der Facialisaeste⁴⁾ — nicht des Trigemini. Es ist dies ein wichtiger Punkt den ich schon hier betonen möchte. In Figur 4 gebe ich ein Bild nach Judson-Herrick von der Facialisverbreitung bei Ameiurus melas. Ein anderer Punkt von grosser Wichtigkeit den ich bereits jetzt betonen möchte, ist die Tatsache, dass der Hautfacialis — insoferne wir bis jetzt wissen keine Fasern führt für die gewöhnlichen tactilen Empfindungen der Kopf- oder Körperhaut oder der Flossen und dass hier also an einer und derselben Körperstelle verschiedene Nerven die zwei Empfindungen von Geschmackssinn einerseits und Tastempfindungen andererseits aufnehmen müssen.

Auf der Kopfhaut kommt so ein associatives, oder, wenn man will, correlatives Zusammenarbeiten vom Facialis-Geschmack mit Trigeminiensensibilität zu Stande, während auf dem Körper und dem Flossen der Facialis-Geschmack in Correlation tritt mit spinaler oder cervicaler Sensibilität. Wir werden später sehen dass diese Correlation auch in dem Bau und der Verbindungen der Geschmackscentren deutlich zu Tage tritt.

Bei den *Amphibien* ist die Zahl der Geschmacksknospen in Ver-

¹⁾ Landacre. On the place of origin and method of distribution of taste buds in Ameiurus melas. „Journal of Comparative Neurology“, Vol. 17, 1907.

²⁾ Herrick. A contribution upon the cranial Nerves of the Codfish. „Journal of Comparative Neurology“. Vol. 10, 1900.

³⁾ A study of the Vagal lobes and funicular nuclei in the Brain of the Codfish „Journal of Comparative Neurology“. Vol. XVII, 1907.

⁴⁾ Namentlich des recurrens facialis oder n. lateralis accessorius.

gleich zu den Teleostiern bedeutend verringert, indem diese jetzt wieder ganz von der Aussenhaut verschwinden.

Innerhalb der Mundhöhle, auf der primitiven Zunge, dem Gaumen und Zahnfleisch sind sie jedoch noch reichlich anwesend; namentlich bei den geschwänzten Amphibien sind sie dort noch sehr zahlreich. (vergl. auch Retzius¹⁾) bei den ungeschwänzten Froschen etwas weniger reichlich in proximalen Mundabschnitten. Bei den Amphibien tritt bekanntlich zuerst eine muskulöse Zunge auf, welche sich entwickelt in Anschluss an dem zweiten d. i. Facialis Kiemenbogen und eben so gut wie die andere Teile der Mundhöhle Geschmacksknospen führt.

Diese Zunge, deren Musculatur aus derjenigen des ventralen Rumpfes hervorgeht — also nicht von visceralem Ursprung ist, wird mehr und mehr in der Vertebratenreihe der Träger des Geschmacks, welcher von einem Kiementaschenorgan sich mehr und mehr als Zungenorgan ausbildet.

Die Reduktion des Geschmacks, welche mit dem Landleben eintritt, ist auch bei *Reptilien* ausgeprägt. Nach Thomassini ist z. B. die Zunge der Schlangen nicht in erster Stelle ein Geschmacksorgan, doch viel mehr ein Tastorgan. Doch sollen darauf namentlich am Hinterrande zahlreiche Becher vorkommen, wie auch am Gaumen.

Die Zunge des Alligators soll nach Bath nur spärlich mit Geschmacksknospen versehen sein und sollen sich auch bei diesen Tieren die Geschmacksknospen hauptsächlich bei der Pharynx und den Choanen befinden.

Bei den *Schildkröten* fand Tuckerman aber eine ziemlich grosse Zahl Geschmacksknospen auf der Zunge, sowohl an deren vorderen als deren hinteren Hälfte und ähnliches erwähnen Merkel und Leydig für die Saurier.

Obschon wir also eine ziemliche Entwicklung der Geschmacksorgane bei den Reptilien finden, ist diese doch in Vergleich zu den Knochenfischen nur äusserst gering.

Die grösste Atrophie des Geschmacks findet aber statt bei den *Vögeln*.

Früher hat man sogar daran gezweifelt ob die Vögel Geschmacksknospen haben und auch die Anwesenheit eines sensibelen VII Astes für die Zunge (Chorda tympani) in Zweifel gezogen.

Spätere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass der sensibele Zungenfacialis wohl anwesend ist aber sehr klein. (Tiedemann, Platner, Cords, Bender).

¹⁾ Biol. Unters. N. F. Bnd. 12, 1905.

Es ist aber richtig dass die (teilweise verhornte) Zunge der Vögel sehr spärlich versehen ist mit Geschmacksknospen, welche dann nur noch an der Zungenwurzel vorkommen. Die Mehrheit der wenigen Knospen dieser Tiere finde sich auf dem Palatum in der Nähe der Choanen, bei der Pharynx, und der hinteren Seite der Epiglottis. Bei einigen Vögeln kommen sie auch vor an dem Unterkieferrand.

Alles zusammengekommen ist jedoch die Zahl der Geschmacksknospen sehr gering und variiert von 40 bis 60. Nur bei den Papageien wird ihre Zahl grösser und können bis 400 anwesend sein. (Bath).

Die eigentliche Entwicklung des Geschmacks als spezielles Sinnesorgan der Zunge, wenn ich es so nennen darf, kommt erst bei den *Säugetern* vor. Obschon bei den meisten Säugetieren, das Palatum, der Pharynx und die hintere Seite der Epiglottis und sogar bisweilen die Larynx auch Geschmacksbeker besitzen, ist die Zahl davon in Vergleich zu denjenigen der Zunge doch ausserordentlich klein. Namentlich die papillae fungiformes, und — bei den Rodentien die papillae foliatae, dann die papillae circumvallatae sind exquisite Sammelplätze von Knospen. Ihre Zahl ist nach den Angaben von Poulton und Tuckerman bei den verschiedenen Ordnungen sehr verschieden.

Poulton berechnet sie für die grösseren Marsupialien auf etwa 10.000. Bei der kleinen Fledermaus fand Tuckerman immerhin noch etwa 800, beim Eichhorn 4000 bis 6000, bei der Hase 9000, Kaninchen 17000, Schwein und Geiszböck 15000, beim Schaf 10.000, beim Rind bis 35.000. Beim ausgewachsenen Menschen sind nach Tuckerman etwa 9000 Geschmacksknospen anwesend. Hierbei tut sich übrigens die interessante Tatsache vor dass beim Säugling die fungiforme papillae mehr entwickelt sind als beim Ausgewachsenen, wo die (auch phylogenetisch recentere) pap. circumvallatae denn mehr Geschmacksknospen führen, während die fungiforme Papillen teilweise verhornen. Auch die beim Säugling noch anwesenden Geschmacksknospen auf der Innenseite der Backen atrophieren später (Stahr¹⁾).

Im allgemeinen findet man also bei den Säugetieren eine grosse Vermehrung der Geschmacksknospen in Vergleich zu den Vögeln, wenn auch die Zahl in Vergleich zu den Fischen relativ klein ist (die geringere Körpergrösse der letzten Tiere in Anmerkung nehmend).

¹⁾ Stahr. Ueber die papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. „Zeitschrift f. Morph. und Antrop.“, Bnd. 4, 1901.

Dabei musz betont werden dasz bei den Säugern speziell die Zunge als Geschmacksorgan auftritt, eine wichtige Tatsache, die auch in dem Bau der bulbären Geschmacks zentren zur Geltung kommt.

Mit Hinsicht darauf, dass die Fische im allgemeinen so enorm viel Geschmacksknospen haben, ist gerade die Tatsache befremdend, dass die Cetaceen — welche doch auch aquatile Tiere sind, so wenige besitzen. Rawitz¹⁾ fand die Geschmacksbecher der Cetaceen, wenigstens bei *Delphinus delphis* abwesend. Wunderbar ist auch dass gerade bei denselben Tieren das Olfactorium so atrophisch ist, oder sogar fehlt.

DIE GESCHMACKSNERVEN.

Nachdem ich hiermit die perifere Verbreitung des Geschmacksorganes im kurzen erwähnt habe, möchte ich nun die Frage — welche dabei nur kurz gestreift wurde — näher besprechen welche die Nerven sind die den Geschmack innervieren.

Leider ist diese Frage noch immer nicht mit völliger Sicherheit gelöst und besteht namentlich im Kreise der menschlichen Physiologen und Kliniker noch eine grosse Controverse in dieser Hinsicht.

Darüber sind alle einverstanden dass die caudale Geschmacksareale der Mundhöhle und (wo diese bestehen) der Kiementaschen innerviert werden vom Glossopharyngeus und vom Vagus.

Auch beim Menschen besteht in dieser Hinsicht kein Zweifel, wenn auch dort das Vagus Geschmacksareal bedeutend eingeengt ist und nur spärlichen Fasern des Nervus laryngeus superior diese Funktion zukommt. Was den Glossopharyngeus anbelangt — der auch bei niederen Vertebraten ein Hauptgeschmacksnerv ist, ihm bleibt das hintere Drittel der Zunge und der Pharynx von allen Autoren als Geschmacksareal zugewiesen.

Ueber die Innervation des proximalen Geschmacksgebietes bestehen aber bedeutende Controversen namentlich in der menschlichen Physiologie, indem eine ganze Reihe von Forschern dem Trigemini diese Funktion zuschreibt, während andere den Facialis als Geschmacksnerven der vorderen zwei Drittel der Zunge (und des Gaumens?) betrachten.

Die verschiedene Meinungen diesbezüglich sind sehr übersichtlich und eingehend dargestellt von Sheldon²⁾, während auch

¹⁾ Rawitz. Beiträge zur mikr. Anatomie der Cetaceen. II. Ueber die Zunge von *Delphinus delphis*. „Internationale Monatschrift f. Anatomie und Physiologie“, Bd. 20, 1903.

²⁾ Sheldon. The phylogeny of the facial nerve und chordat ympani. The Anatomical Record“, Dec. 1909. Vol. III.

Oppenheim in der letzten Ausgabe seines Lehrbuches der Nervenkrankheiten eine sehr eingehende Darstellung giebt (1913).

Auch giebt es Autoren (Zwaardemaker¹⁾ 1903) welche den Trigeminus nur als Geschmacksnerv der spärlichen dann und wann in der Nase vorkommenden Geschmacksknospen betrachten.

Für das proximale Geschmacksareal möchte ich dem VII den Vorrang geben aus folgenden Gründen:

1o. Eine Hypertrophie des proximalen Geschmacksareales wie es namentlich bei den Cyprinoïden und Siluroïden vorkommt (s. o.) geht immer zusammen mit einer Hypertrophie der sensibelen Facialiswurzel, nie mit einer Hypertrophie der sensibelen Trigeminuswurzel, der sogar bei Cyprinoïden eher geringer als mehr entwickelt ist als bei sonstigen Fischen.

2o. Während in der Mundhöhle, wo sowohl V wie VII Fasern zum vorderen $\frac{2}{3}$ der Zunge gehen, noch Zweifel möglich ist über die Frage welche von beiden die Geschmacksknospen innerviert, wird bei denjenigen Fischen, wo das proximale Geschmacksareal sich über den Kopf auf den Rumpf oder die Flossen ausdehnt, immer nur eine dementsprechende Ausbreitung der periferen VII nicht der periferen V Aeste gefunden.

3o. Atrophie des proximalen Geschmacksareales (Vögeln) geht zusammen mit einer Atrophie der sensibelen VII Wurzel. Namentlich ist bei den Vögeln, wo die Geschmacksorgane der vorderen zwei Drittel der Zunge fast völlig fehlen, die Chorda tympani und die intramedulläre VII sensibilis winzig klein (vergl. S. 90).

Zufälligerweise ist bei vielen Vögeln aber der Trigeminus stark entwickelt.

4o. Alle Autoren — auch diejenige welche den Trigeminus als proximalen Geschmacksnerven betrachten, schreiben der Chorda tympani den periferen Verlauf dieser Proximalen Geschmacksfasern zu.

Die Chorda tympani erhält aber ihre Fasern aus dem Facialisganglion, dem Ganglion geniculi. Bei Durchschneidung der Chorda atrophiert etwa $\frac{4}{5}$ der Zellen dieses Ganglions (Gaetano²⁾ und Amabilino³⁾).

Dass aber diese Zellen ihre zentralen Ausläufer in den Trigeminus schicken sollten (etwa durch den Nerv. petrosus superficialis major) dafür besteht kein triftiger anatomischer Grund.

¹⁾ l. c. infra.

²⁾ Gaetano. Del nervo intermediario di Wrisberg e della corda del timpano. „Le Nevraxe“, Vol. VIII, 1906.

³⁾ Amabilino. Sui rapporti del ganglio genicolato con la corda del timpano e col faciale. „Il Pisani“. Vol. 19, 1898.

50. Die Chorda tympani wird von allen rezenten Autoren, welche ihre Abkunft vergleichend anatomisch untersucht haben von einem Facialisast der niederen Vertebraten abgeleitet. Ich verweise dies bezüglich auf die Originalien und auf die sehr übersichtliche Zusammenstellung Sheldon's (l. c. 1909). Im allgemeinen sei erwähnt dasz er von Ewart¹⁾, Cole²⁾, Strong³⁾ Green⁴⁾ and Bender⁵⁾ von dem ramus mandibularis internus der Selachier abgeleitet ist. Herrick⁶⁾ führt ihn auf denselben Nerven der Teleostier zurück (l. c. 1899 Menidia und Gadus, 1900) Coghill⁷⁾ und Bender demonstrierten dasselbe für die Amphibien. Ich verweise was das Verhalten bei den Reptilien und Vögeln anbelangt namentlich auf die schöne Arbeit Benders (l. c.).

Ach müssen wir den ramus petrosus superficialis major als ein Facialis ast betrachten, wie Dixon⁸⁾, Cole (l. c) Herrick (l. c.) nachwiesen, ebenso wie Weigner⁹⁾ und Streeter¹⁰⁾ bewiesen dass die Zellen dieses Astes im Ganglion geniculi liegen. Wenn also Läsionen dieses Nerven (der u. m. die Rami palatini abgiebt für den Geschmack des Gaumens) Geschmacksstörungen giebt dürfen diese nicht als ein Argument zu Gunsten des Trigeminiis angeführt werden.

Betrachten wir hier gegenüber die Argumente derjenigen, welche dem V die Rolle eines Geschmacksnerven zuschreiben so sehen wir dasz diese hauptsächlich beruhen auf der Angabe, namentlich von Krause¹¹⁾ gemacht, dasz bei der Exstirpation des Ganglion

¹⁾ Ewart. On the cranial nerves of Elasmobranch fishes Proc. Roy. Soc. London, Vol. 45, 1889.

²⁾ Cole. On the cranial nerves of Chimaera monstrosa with a discussion of the lateral line system and the morphology of the chorda tympani Transactions of the Roy. Soc. in Edinburg, Vol. 38, 1896.

³⁾ Strong. The cranial nerves of Squalus acanthias. Science, Vol. 17, 1903.

⁴⁾ Green. On the Homology of the chorda tympani. „Journ. Comp. Neur.“, V. 10.

⁵⁾ Bender. Die Schleimhautnerven der VII, IX und X. Fischer, Jena.

⁶⁾ Herrick. The cranial and first spinal nerves of Menidia. „Journ. of Comp. Neurol.“, Vol. 9, 1909. Derselbe: A contribution upon the cranial nerves of the Codfish. „Journ. of Comp. Neur.“, Vol. 10, 1910.

⁷⁾ Coghill. The cranial nerves of Amblystoma tigrinum. „Journ. of Comp. Neurol.“, Vol. 12, 1912.

⁸⁾ Dixon. The sensory distribution of the VII nerve in man. „Journ. of Anat. and Physiol.“, Vol. 33. 1899.

⁹⁾ Weigner. Ueber den Verlauf des Nervus intermedius. Merkel und Bonnet, Anatom. Hefte, Bd. 29, 1905.

¹⁰⁾ Streeter. The periferal nervous system in the human embryo at the end of the first month. „American Journ. of Anat.“, Vol. 8, 1908.

¹¹⁾ F. Krause. Die Neuralgie des Trigeminiis nebst der Anatomie und Physiologie des Nerven. Leipzig, 1896.

Gasseri, der Geschmack auf der vorderen Zunge im Anfang oft gestört ist. Sherrington fand dies auch experimentell bei Affen¹⁾.

Wallenberg²⁾ der eine teilweise Trigeminalgangliondegeneration untersuchte, wobei auch der nervus lingualis degeneriert war, konstatierte dass Tactilität und Geschmack des linken Zungenrückens gestört waren (Eigentümlicherweise war auf der Spitze der Zunge der Geschmack nicht gestört).

Ich möchte nun sofort hervorheben, dass bereits Bruns darauf hingewiesen hat, dass bei Ganglion-Gasseri-extirpation die Geschmackstörung erheblich variieren kann (l. c. infra).

Cushing³⁾ betont ausdrücklich dass er nach V Exstirpation keine bleibende Geschmackstörung wahrnimmt. Ebenso Davies⁴⁾ und Dana⁵⁾.

Davies, dessen Arbeit über dieses Thema ich sehr empfehle fand in 17 gut untersuchten Fällen von Trigemini-exstirpation 15 Mal den Geschmack völlig ungestört, Cushing in 17 von 18 Fällen keine Störung, bei Untersuchung einen Monath nach der Operation.

Sogar beschrieb Bruns⁶⁾ einen gut untersuchten Fall wobei die linkseitige Totalexstirpation des Ganglions gut gelungen war und der Geschmack links ungestört erschien. Dieser Fall ist umsomehr wertvoll für uns weil bei demselben Patienten, an der rechten Seite eine Facialislahmung bestand, die mit Geschmackstörung auf der vorderen rechten Hälfte der Zunge zusammenging.

Lussana⁷⁾ spricht sich klinisch bestimmt für den VII aus und Delprat⁸⁾ fand in einem Fall von doppelseitiger centraler VII Parese den Geschmack auf der Zunge sehr gestört.

Bezügl. Köster siehe Fusznote 2, S. 96.

¹⁾ Sherrington. Philosophical Transactions (Vol. 190. 1898, p. 56).

²⁾ Wallenberg. „Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde“, Bd. XI.

³⁾ The taste fibres and their Independance of the N. trigeminus. The Johns Hopkins Hospital Bulletin Vol. 14, 1903, S. 71.

Derselbe. The sensory distribution of the cranial Vth nerve. Ibidem Vol. 15, 1904, p. 25.

⁴⁾ Davies, The functions of the trigeminal nerve. Brain, 1907. S. 219.

⁵⁾ Dana. A case of paralysis of the Trigemini folowed bij alternate hemiplegia — its relations to the nerve of taste. „Journal of nervons and mental disease, Vol. 13; 1886, p. 65.

⁶⁾ Bruns. Multiple Hirnnerven läsion nach Basis fractur. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XX.

⁷⁾ Lussana, Gaz. med. italiana Prov.-Venete. Fasc. 42, 44, 45, 46. Sui Nervi del gusto.

⁸⁾ Delprat, Centrale dubbelzijdige Facialisparesie „Ned. Tijdschrift voor Geneesk.“ 1890, Deel II S. 697.

Andererseits giebt es Fälle von Trigemini-paralyse wo auch der Geschmack auf den hinteren Drittel der Zunge gestört war — welche doch consensu omnium vom IX innerviert wird.

Ich kann mich denn auch nur Zwaardemaker¹⁾ (1903) anschliessen wo er sagt, dass aus denjenigen Fällen, wo nach Paralyse oder Exstirpation des Ganglion Gasseri der Geschmack gestört war noch nicht geschlossen werden darf dass es der Trigenimus ist, welche die Geschmacksinnervation für dieses Gebiet übernimmt. Volkommen analoges nämlich ist mit Rücksicht auf dem Geruchsinn festgestellt worden. Sowohl von Krause als von Wertheim Salomonson wurden chirurgische Fälle beobachtet, wo nach V Durchschneidung an der operierten Seite nicht nur Geschmacks-lähmung, sondern auch Anosmie aufgetreten war und auch in Wallenberg's Fall war der Geruch links gestört (l. c.). Am meisten vor der Hand liegend ist es sowohl die Ageusie als die Anosmie als secundäre Erscheinung aufzufassen, welche vielleicht in Folge des Ausfalles von dem Sinnesapparat schützender Reflexe auftritt. (Zwaardemaker l. c. S. 705).

Wertheim Salomonson theilte mir persönlich als seine Meinung mit, dass in denjenigen Fällen, wo nach V Exstirpation der Geschmack gestört ist, dieses wohl eine Folge sein kann von der infolge der Trigenimuschneidung auftretenden trophischen Störung der Zungenoberfläche.

Mit Hinsicht nun auf diese Auffassungen²⁾ und auf die Wahrscheinlichkeit dass Geschmackswirkung und Tastwirkung auch beim Menschen gewöhnlich gemeinschaftlich thätig sein müssen bei der Beurtheilung schmeckender Substanzen will ich hier noch hinweisen auf die bereits auf den ersten Seiten dieser Arbeit erwähnten Befund von Herrick dass die Nahrungsreaction auf Geschmack bei Fischen gewöhnlich nur durch Zusammenarbeiten von Geschmack und Tastsinn ausgelöst wird und dass Wegnahme von einem von beiden genügen kann um das Ausbleiben der Reaction hervorzurufen.

¹⁾ Zwaardemaker. Ergebnisse der Physiologie 2ter Jahrgang, Bd. II, S 703. Leider hat derselbe Autor aber in dem Artikel Geschmack in Tigerstedt's Handbuch (1913) wohl den Trigenimus und nicht den VII als Geschmacksnerven erwähnt, Obschon gerade zwischen 1903 und 1913 die Arbeiten von Cushing und Davies fallen.

²⁾ Köster (im „Deutschen Archiv f. Klin. Med.“ Bnd. 68, 1900, S. 343 und 505) betrachtet in seiner lesenswerthen Arbeit den VII nicht als Geschmacksnerven (S. 518) und bezieht sich dabei namentlich auf seine Fälle 33, 40 und 41, welche mich aber nicht überzeugen können, um so weniger weil Fall 33 einer Luetiker betrifft und Köster selber angiebt dass Geschmacksfasern viel widerstandsfähiger sind als motorische Fasern.

Auch der Versuch von P a r k e r (siehe S. 80 dieser Mitteilung), wo bei Durchschneidung des Correlativen Verbandes zwischen Körpergeschmack und Körpersensibilität die Nahrungsreaction ausblieb während der Geschmack doch intact war spricht vielleicht in diesem Sinne.

Ich möchte schlieslich noch erinnern an den Factor, welche auch von S h e l d o n in seinem Artikel „On the phylogeny of the facial nerven“ betont wird, nämlich dass die tactilen Fasern auch den undifferenzierten chemischen Sinn leiten (siehe den Anfang dieses Vortrages). Man muss also bei Läsionen des Trigemini immer damit Rechnung tragen dass das entsprechende Areal der Zunge durch diese Läsion nicht nur seine tactile Innervation grösztenteils einbüsst, aber auch eine erhebliche Störung erfahren haben muss in der Empfindung des undifferenzierten chemischen Sinnes.

Denkt man sich nun dass Geschmacksempfindungen, wie von H e r r i c k bewiesen wurde, immer correliert sind mit Tastempfindungen und zweifellos auch mit diesen undifferenzierten chemischen Sinn, dann kann man sich lebhaft denken dass der Wegfall von zwei correlierten Empfindungen den ganzen Verband dermassen stört dass zeitweise oder länger eine Ageusie entsteht.

Was aber die Innervierung der Geschmacksknospen selber anbelangt möchte ich mich gänzlich der Amerikanischen Schule anschliessen, in der Ueberzeugung dass der proximale Geschmack vom Facialis, der mittlere vom Glossopharyngeus mit der hinterste Abschnitt des Schleimhaut-Geschmackes vom Vagus innerviert wird.

Es ist eine sehr auffallende Tatsache dass diese Geschmacksnerven alle gehören zu den wirklichen Kiemenbogen nerven (in engerem Sinne) und dass der Trigeminus obschon auch ursprünglich ein Branchialnerv, aber von allen zuerst den wirklichen Kiemenbogen entfremdet, nicht daran theilnimmt.

Diese Tatsache, sowie diejenige dass bei allen bis jetzt darauf untersuchten Tieren die Geschmacksknospen zuerst Auftreten in den Kiementaschen und der Pharynx, und erst dann in dem Ectoderm erscheinen, während sie nur ganz spät in der Phylogenese als exquisites Zungenorgan auftreten, zeigt dass die Geschmacksfunktion zuerst eine Funktion gewesen ist, die mehr mit dem Kiemenapparat als mit der Mund zu thun hatte. Dieses erklärt auch weshalb man beim Menschen noch wohl mal Geschmackbecher in der Larynx findet, wo sonst von einer Funktion in Bezug auf die Nahrung keine Rede sein kann.

Man kann sich, wenn man die phylogenetische Entwicklung dieses Organes nachgeht der Gedanke nicht frei machen dass der Geschmack ursprünglich mehr mit dem Athmungswasser als mit der

activen Nahrungssuchen zu tun hatte welche letztere vom Olfactorium und von dem Auge (beide, in Gegensatz zum Geschmack, Distanz-receptoren) geleitet wurde.

Vielleicht muss man sich den hier bestehenden Verband so denken dass mittelst des Geschmacks der Kiemenbogen diese Bogen die in dem Athmungswasser befindliche Nahrung bei der Ausströmung des Athmungswassers zurückhielten.

Der Geschmacksinn ist sehr bald auf der ganzen Mundhöhle ausgedehnt, da die Geschmacksfasern des VII schon bei niederen Fischen bereits sich weit frontalwärts ausdehnen. Doch tritt der Zustand dass der Geschmack spezifisch im Mund localisiert ist und als Explorationsorgan die Zunge hat, erst bei den Säugern auf, wo — dies sei beiläufig bemerkt — auch zu erst das Kauen der Nahrung auftritt ¹⁾.

Nach dieser Schilderung der periferen Verhältnisse des Geschmacks und seiner Entwicklung von Kiemensinnesorgan zu Zungensinnesorgan, will ich nunmehr übergehen zu der Beschreibung der Veränderungen, welche das Centrale Nervensystem erfährt mit der Vermehrung und Verringerung dieses Organes und mit der Veränderung in seiner Lokalisation. Ich werde dabei auch noch einige Worte widmen an den sonstigen Fasercomponenten dieser Nerven.

DIE SONSTIGEN FASERCOMPONENTEN DER GESCHMACKSNERVEN UND DAS CENTRALE VERHALTEN DIESER NERVEN.

Beim Neunauge.

In erster Stelle werde ich die Verhältnisse besprechen wie sie vorliegen bei einem der primitivsten Vertebraten: dem *Neunauge*, und werde hierbei wieder Gelegenheit haben auf einer Correlation zu weisen worauf ich schon einige male hinwies: die Correlation von Geschmack mit Tastsinn.

Gerade bei den niedersten Vertebraten tut sich diese Combination sofort vor durch die Tatsache dass die drei sensibelen Nerven selber, welche den Geschmack innervieren, nicht nur Geschmacksfasern führen, sondern auch solche für den Tastsinn. Die Fasern des Tastsinnes können wieder unterschieden werden in zwei Categorien: 1o. solche der Oberfläche der Schleimhaut, 2o. diejenige der Aussenhaut.

Beim *Neunauge* besitzen sowohl der X und IX als der VII allgemeine Tastsinnfasern, für die innere Schleimhaut und für die Aussenhaut der Kopfregion, wie von Johnston nachgewiesen ist.

Der Vagus und Glossopharyngeus haben solche Hautäste, welche

¹⁾ Fast alle Sub-mammalier schlucken die Nahrung unverkleint durch.

sich an der ventralen und lateralen Seite der Kiemenbogenregion des Kopfes verbreiten. Ausserdem haben diese Nerven auch ihre dorsale Hautäste bei *Petromyzon* erhalten.

Diese Hautfasern führen keine Geschmacks-Componenten in sofern man bis jetzt weiss.

Die *sensibelen Hautästen* des Facialis kommen beim Neunauge (*Petromyzon dorsatus* und *Lampetra wilderi*) nur an der Oberfläche des Kopfes unter und hinter der Orbita (l. c. ¹⁾ S. 577).

Dorsal hiervon innerviert der Trigeminus die Haut.

Die Tastfasern der Schleimhaut verlaufen wohl meistens zusammen mit Geschmacksfasern. Die des VII innervieren die Sensibilität der vorderen Hälfte der ersten Kiementasche, die des IX innervieren (l. c. S. 590) die Innenseite der hinteren Hälfte der ersten Kiementasche und die Innenseite der vorderen Hälfte der zweiten Kiementasche, während die Schleimhautfasern des Vagus die correspondierenden Kiemenhöhlen innervieren.

Die drei verschiedenen Componente jedes Nerven erreichen die Oblongata als eine gemeinschaftliche Wurzel, die sich aber in der Oblongata wieder verteilt.

Diese intramedulläre Differenzierung geschieht in der Weise dass die Fasern welche von der ausseren Haut kommen sich dem Hauptnerven der ausseren Kopfhaut, dem descendierenden Trigeminus anschliessen: ein deutliches Beispiel von der auf gemeinschaftlicher Funktion beruhenden Faseranordnung im Centralen Nervensystem. (Siehe für die Art wie sich VII, IX und X Fasern den descendierenden Quintuswurzel anschliessen auch die Arbeit Tretjakoff's, loc. cit. infra).

Die Schleimhautäste, sowohl die der allgemeinen Sensibilität als die der Geschmacksknospen, passieren aber die descendierende V Wurzel und ziehen weiter dorsalwärts zum Boden des 4ten Ventrikels.

Diejenige des Glossopharyngeus und Vagus enden teilweise auf das Niveau ihres Eintrittes, teils etwas mehr rückwärts in einer wenig differenzierten Säule grauer Substanz in der dorso-lateralen Ecke des Ventrikelbodens. Caudalwärts ist dieser lobus vagi etwas

¹⁾ Johnston. The Brain of *Petromyzon*. „Journal of Comparative Neurology“, Vol. 12, 1902.

Derselbe. The cranial nervecomponents of *Petromyzon*. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 34, 1905.

Derselbe. Additional notes on the cranial nerves of *Petromyzonts*. „Journal of Comparative Neurology“, Vol. 18, 1908.

Derselbe. The nervous system of Vertebrates. Blakiston's son and Co Philadelphia, 1906. S. 107. Fig. 50.

erheblicher und schliessen sich die beiderseitigen Kerne in der Median-Linie zusammen: die commissura infima.

Da dieser Zusammenschluss ziemlich bald stattfindet, dehnt sich der lobus vagi noch ziemlich weit hinter dem Calamus aus (Johnston).

Auch die Schleimhautäste des Facialis laufen (nachdem ihr Hautast an dem descendierenden Quintuswurzel abgegeben ist) weiter dorsalwärts und dürfte auch auf das Niveau ihrer Eintritte eine geringe Zahl davon enden. Die Mehrheit der VII Schleimhautfasern biegt aber oben angelangt nach hinten um und ist caudalwärts zu verfolgen unter den Ventrikel-Boden bis an der gemeinschaftlichen sensibelen Säule des IX und X, worin er sich verliert: ein zweites Beispiel von Faseranordnung resp. Endigung auf Grund gemeinschaftlicher Funktion.

Die ganze gemeinschaftliche viscerosensibele VII-, IX-, IX-X- Säule ist nur gering entwickelt und namentlich der Anteil des VII darin kann nicht gross sein — entsprechend der geringen Umfang der sensibelen Facialiswurzel.

Während es aber leicht war die Tastfasern der Haut dieser Nerven apart zu verfolgen in die descendierende V Wurzel ist es nicht möglich die Geschmacksfasern¹⁾ und die Tastfasern der Schleimhaut getrennt zu folgen²⁾.

Ich möchte weiter betonen, dass, obschon ein Teil der visceralen IX und X Fasern einen etwas descendierenden Verlauf nimmt, von einem wirklichen fasc. solitarius IX et X, wie es bei höheren Tieren gefunden wird, d. i. von einem überwiegend absteigenden Verlauf der IX und X Fasern auf einer längeren Strecke kaum die Rede ist. Nur die absteigende sensibele VII Wurzel wäre als solche zu deuten (prevagaler Teil des fasc. solitarius). In den sensibelen IX und X Schleimhautfasern überwiegt die örtliche Endigung. Wohl lassen sich einige Bündelchen in Cervicalmark rückwärts verfolgen. Diese

¹⁾ Nach Johnston hat auch die Kopfhaut von Petromyzon einige Geschmacksknospen. Es ist höchst wahrscheinlich dass auch diese vom VII innerviert werden. Ob dieser Geschmack der äusseren Haut eine besondere Localisation hat in der Oblongata ist bis jetzt nicht bekannt.

²⁾ Tretjakoff (Das Nervensystem von Ammocoetes. „Archiv f. mikr. Anatomie“ 1909, Bnd. 74. S. 659) sah bei Ammocoetes (die Larve von Petromyzon) die meisten IX- und X-fasern sich dem V descendens anschliessen und sagt dass man mit Unrecht den dorsalen Rand als lobus vagi bezeichnet, weil die X-fasern sich niedriger mehr nahe dem V ausbreiten. Es kann sein, dass dies im larvalen Zustande so ist. Ähnliches findet man für den VII bei Embryonen von Rana und Vögeln. (S. 116). Möglich ist aber, wie auch Johnston („Anat. Anz.“ Bnd. 37, 1910) meint, dass Tretjakoff nur die Hautäste dieser Nerven sah und die Schleimhautäste der Empregnation entgingen.

können aber eben so gut *secundaire Fasern* des *comm. inf. Kernes* sein (vergl. Johnston).

Der relativ primitiven und quantitativ nur geringen Entwicklung der sensibelen VII- IX- X- Kernaule entspricht eine sehr primitive Anordnung der correspondierenden motorischen Kernen.

Die Ursprungszellen der motorischen IX und X bilden etwa auf dem Niveau ihres Wurzeleintrittes auch eine continuierliche Säule, welche medial von der sensibelen VII, IX, X Säule liegt. Der motorische VII Kern hat seine primitive Lage dorsal in Anschluss an den Trigeminskern behalten und ragt nur wenig caudalwärts darüber hinaus.

Bei den Haien.

Bei den Haien, wo die Geschmacksknospen zahlreicher sind — wenngleich sie sich hier wahrscheinlich beschränken auf den Kiemenhöhlen, Pharynx und Mund — sind dementsprechend die drei Nerven welche uns interessieren auch grösser.

Sie führen, wenigstens bei den primitiven Selachieren alle Componenten, welche beim Neunauge gefunden wurden, d.h. Geschmacksfasern, Fasern für die allgemeine Sensibilität der Schleimhaut, und Fasern für die allgemeine Sensibilität der äusseren Haut.

Die recentesten Untersuchungen über die periferen Componenten des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis bei den Haien, verdanken wir Ewart¹⁾ und Cole²⁾, Merritt Hawkes³⁾ und Bender⁴⁾ Letztgenannter Autor hat nur die Schleimhaut Componenten untersucht, die erstgenannten auch diejenige zur äusseren Haut.

Bei Chlamydoselachus fand Merritt Hawkes (l. c. 975) einige kleine Aeste des R. hyomandibularis VII zur ventro-lateralen Haut gehend. Mehrere Sicherheit aber erhielt sie bezüglich Hautaesten des IX, welche sie in Uebereinstimmung mit Ewart und Cole (l. c. S. 476; Laemargus), deutlich in die äussere Haut als dorsale Ast in der Nähe des Ohrkapsels verfolgte. Auch der sensible Vagus hat deutlich dorsale Hautaeste. Es liegt nur dieser Unterschied vor mit Petromyzon, dass der IX und X bei Selachiern nur noch dorsale Hautaeste für allgemeine Sensibilität besitzen, und die ventro-lateralen, Hautaeste derselben bereits verloren gegangen

¹⁾ Ewart, On the cranial nerves of Elasmobranch fishes. Proc. of the Royal society of London, Vol. 45, S. 524.

²⁾ Ewart and Cole, On the dorsal branches of the cranial and spinal nerves of Elasmobranchs. Proc. of the Royal Society of Edinburg. Vol. 20, 1893—1895, S. 475.

³⁾ Merritt Hawkes, The cranial and spinal nerves of Chlamydoselachus anguineus. Proc. of the zoological Society of London 1896, S. 959.

⁴⁾ Bender, Ueber die Schleimhautnerven der VII, IX und X in Semons Forschungsreisen. Fischer. Jena.

sind. Dabei kommt dass wahrscheinlich der VII Hautast für allgemeine Sensibilität, bei verschiedenen Selachiern entweder ganz klein werden kann oder Sogar verschwindet.

Der centrale Verlauf dieser Hautaeste der branchialen Nerven war bis jetzt nicht bekannt, obschon wir, auf Grund unserer Erfahrungen bei anderen Tieren annehmen dürften dass sie sich in der Medulla Oblongata dem descendierenden Trigeminus zufügen.

Ich habe mir nun in letzterer Zeit viel Mühe gegeben diese sogenannte somatische Componente der Branchialnerven central zu verfolgen.

Bei den recenteren Formen der Selachier ist mir dies nicht gelungen, aber bei Heptanchus und Hexanchus gelang es mir, mit auffallender Deutlichkeit die beiden Haupt-Componenten, den visceralen und somatischen getrennt nach zu weisen.

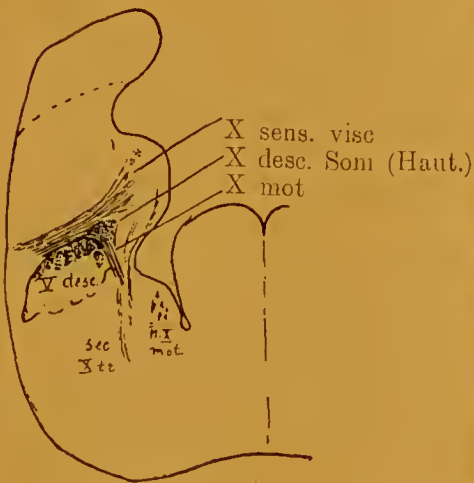


Fig. 1. Die verschiedenen Componente der Vaguswurzel bei Heptanchus. In der viscerosensiblen Wurzel überwiegt die örtliche Endigung bei diesem, an Geschmacksknospen reichen Tiere.



Fig. 2. Boden des 4ten Ventrikels bei Selache maxima. Die laterale Perl-schnurähnliche Knötchen bilden den viscerosensib. Endkern.

In Fig. 1 and 3 gebe ich die bezüglichen Abbildungen. In Fig. 1 ist das Verhalten des Vagus wiedergegeben. Das Bild welches der Glossopharyngeus giebt ist genau dasselbe. Man sieht wie die Wurzel sich in der Oblongata in drei Aesten theilt. Die ventrale motorische Wurzel biegt medialwärts ab und die dorsale sensible Wurzel theilt sich in zwei Systemen. Das eine System bildet Längsfasern, welche dem descendierenden V parallel laufen, nur vom motorischen Ast davon geschieden. Dies ist zweifellos der Hautast

dieses Nerven. Wo die motorische Wurzel aus der Schnittfläche verschwindet zeigt sich dasz dieser X-Hautast sich ganz und gar dem Trigemini anlegt.

Der andere, viscerele Ast des X endet fast ganz auf das Niveau ihres Eintrittes; nur dorsolateral in dem grossen visceralen Kern, bilden einige Fasern einen kleinen fascic. Solitarius (s. Fig. 1). Mehr caudalwärts nimmt dieser primitive fasc. Solitarius etwas an Umfang zu.

Dieser viscerele Ast enthält sowohl die Geschmacksfasern als die allgemein sensible Fasern der Schleimhaut, welche insoferne man bis jetzt weiss, eine gemeinschaftliche Endigung haben.



Fig. 3. Die verschiedenen Componente des Facialis bei Heptanchus.

Die sensible *Facialiswurzel*, welche viel weiter frontal die Oblongata erreicht, dorsal von der entsprechenden motorischen Wurzel (nicht oder nur durch wenige VIII Fasern davon getrennt) strebt nach Eintritt in die Oblongata ebenfalls in dorsaler Richtung. Etwas dorsal vom oberen Rand der descendierenden Quintuswurzel (Fig. 3) teilt sie sich in zwei Äste, wovon einer nahe dem V umbiegt nach hinten und caudalwärts sich mehr und mehr dem descendierenden V anschliesst (Fig. 3). Dies ist zweifellos der Hautast des VII. Ein grösserer, aber mehr feinfaseriger Teil der Wurzel zieht jedoch zum Boden des vierten Ventrikels, biegt dann nach hinten um und verläuft in einer Hervorragung der Ventrikelwand caudal um in denselben Kern zu enden, wo auch der sensible viscerele IX eintritt.

Der prevagale Teil des *fasciculus solitarius*, d. i. die descendierende viscerosensible VII Wurzel ist somit ganz gut entwickelt.

Der viscerio-sensibele Endkern des VII, IX und X bildet die makroskopisch deutlich sichtbare Reihe von Erhöhungen, welche sich caudalwärts fast bis zu dem Calamus scriptorius ausdehnen, und in Fig. 2 abgebildet sind.

Mikroskopisch lässt sich der Kern jedoch weiter nach hinten verfolgen und geht an der Calamus scriptorius allmählich über in einen medianen Kern von geringerer Grösse: den nucleus commissurae infimae.

Hauptsache in der Anordnung der sensibelen VII, IX und X Wurzeln ist dasz die Hautaeste derselben absteigend verlaufen und sich dem V descendens anschliessen, während von den visceralen Aesten nur die des VII absteigend verlaufen und die des IX und X eine überwiegende örtliche Endigung (auf dem Niveau des Wurzeintritts) aufweisen: die geringe Entwicklung eines absteigenden sensibelen Wurzelsystems der beiden letzten Nerven, in soferne ihre Schleimhautfasern anbelangt. Zwar steigen einige Fasern dorso-lateral von der pinselartigen Endigung eine kurze Strecke caudalwärts, aber diese Absteigung betrifft nur wenigen Fasern und geht immer nur auf ganz kurze Strecken. Von einem eigentlichen *fasciculus solitarius IX et X* ist also keine Rede, wie ich bereits in 1906 betonte.¹⁾

Ich möchte dies derhalb betonen weil in der Nomenclatur vieler Autoren der Ausdruck *fasciculus solitarius sive communis* öfters als Synonym gebraucht wird mit sensibeler VII—IX—X Kern Säule, also mit dem visceralen grauen Endkern, welche ebenfalls eine in der Länge ausgedehnte Form hat. Man musz aber den Namen *fasciculus solitarius* reservieren für absteigende *viscerale Fasern*, und diese fehlen, oder sind so gering entwickelt dasz sie diesen Namen nicht tragen dürfen insoferne den IX und X anbelangt.²⁾

Man könnte geneigt sein die exquisit descendierenden Hautästen des IX und X, welche sich dem V descendens anschliessen, oder direct dorsal daran grenzen als solche zu betrachten. Abgesehen aber von der Tatsache dasz diese Fasern sich durch ein gröberes Kaliber von den visceralen Fasern unterscheiden und bei manchen Tieren direct bis in die Haut verfolgt werden können, unterscheiden sie sich in der Oblongata auch immer dadurch von einem *fasciculus solitarius*, dasz diese somato-sensibele Fasern v. Heptanchus ventrol-medial von der Einstrahlung der sensibelen bulbären Endigung verlaufen während der *fasciculus solitarius* stets dorso-lateral davon verläuft, bei den Tieren wo er anwesend ist (vergleiche Fig. 3 van Heptanchus, mit Fig. 15, 17, 18, 19, 20). Hierbei kommt

¹⁾ Kappers. The structure of the teleostean and selachian brain. Journ. of Comp Neurol. Vol. 16. 1906. S. 100.

²⁾ Das Bündel welches Houser (Journ. of Comp. Neurol. Vol. XI, 1901) als *fase. solit.* bezeichnet (absteigendes Communisbündel) ist der *fase. medianus*, der nur streckenweise von *motor. X* Fasern begleitet wird.

schliesslich noch als allgemeiner Unterschied zwischen *fasc. solitarius*, und descendierenden somatischen Fasern dasz bei den erstgenannten die Kreuzung der Fasern viel mehr vorkommt als bei letzteren.

Wir können auch hier central keinen Unterschied machen zwischen Geschmacksfasern und Tastfasern der Schleimhaut, doch dürfen es wahrscheinlich achten dass der grössere Umfang des Oblongata-kernes speziell der Vermehrung des Geschmacksorgans zu danken ist, da die allgemein sensible Fasern relativ nicht eine so grosse Vermehrung aufweisen.

Aus dem lateralen Hauptkern der viscerio-sensibelen Säule gehen Schaltneurone zu den nahe liegenden motorischen VII, IX und X Kernen ab und weiter Fasern in ventraler Richtung deren näheren Verlauf und Endigung jedoch noch nicht bekannt ist, sich aber vermuthlich zu descendierenden teilweise kreuzenden Fasern gestalten, (Fig. 3: sec. X. tr.).

Die Lage der correspondierenden motorischen Centren des VII, IX und X zeigt bei den Selachiern eine noch grössere Uebereinstimmung mit den Centren der sensibelen Säule als bei den Cyclostomen.

Während bei den letztgenannten Tieren nur der motorische IX und X Kern sich auf dem Niveau des viscerio-sensibelen Kerns fanden und der motorische VII Kern seine ursprüngliche Lage auf dem Niveau seines Wurzeintrittes beibehalten hatte, ist bei den Haien — entsprechend der mächtigeren Entwicklung des caudalen sensibelen Kerns, auch der motorische VII Kern rückwärts gewandert und bildet jetzt eine continuierliche Zellreihe mit denjenigen des motorischen IX und X: ein klares Beispiel der Anordnung auf Grund gemeinsamer Reizen.

Die Kiemenbogenmuskulatur liegt jetzt in ihrer Totalität unter den directen Einfluss der Kiemenbogensensibilität — wovon der Geschmack ein wichtiger Bestandteil ist ¹⁾.

Knochenfische.

Wie ich bereits mittheilte fängt die Verbreitung der Geschmacksknospen auf dem Aussenkörper erst recht an bei den Ganoïden ²⁾. Die grösste Verbreitung finden sie jedoch bei den *Knochenfischen*, namentlich bei den Cyprinoïden und Siluroïden, wo nicht nur

¹⁾ Bedenkt man wie bei den Veränderungen in der Kiemenbogenmuskulatur bei höheren Tieren, ihre reflectorischen Verhältnisse sich modifizieren, und dass bei der Ausbildung der Zunge als Hauptträger des Geschmacks, der Hypoglossuskern der Säugern eine ähnliche Lage einnimmt wie die Kiemenbogenkerne bei den Selachiern, dann begreift man erst recht welch einen Einfluss die reflectorischen Reizverhältnisse auf die Lage der Kerne ausüben.

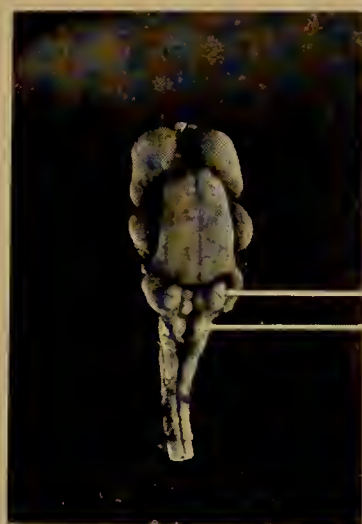
²⁾ Ich verweise für das Studium der centralen Wurzelverhältnisse bei diesen Tieren namentlich nach der schönen Arbeit Johnston's: *The brain of Acipenser*. Fischer, Jena, and nach der Arbeit Kingbury's: *The Oblongata in Fishes*, Journ. of Comp. Neurol. 1897.



Fig. 4. Ausbreitung der VII Wurzel bei *Ameiurus melas* über den ganzen Körper; nach J. Herrick.



S. VII
S. X



lob. sens. VII.
lob. sens. X.

Fig. 5. Obere Ansicht der Oblongata bei *Ameiurus nebulosus*.

Fig. 6. Obere Ansicht der Oblongata bei *Malapterurus electricus*.

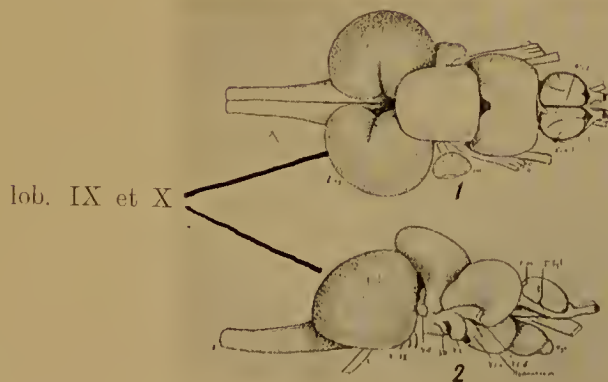


Fig. 7. Oben- und Seitenansicht des Gehirnes v. *Carpiodes Velifer* nach Herrick



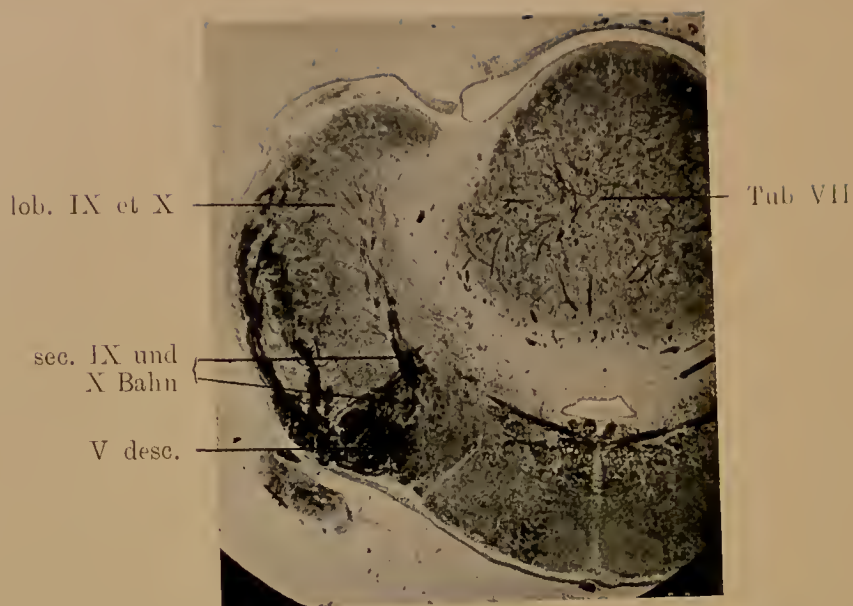


Fig. 8. *Tinca tinca*. Secundaire Geschmacksbahn aus dem Sens. IX und X Kern.



Fig. 9. *Tinca tinca*. Secundaire Geschmacksbahn aus dem Sens. VII Kern.

der Kopf und seine Anhänge aber — bei den letztgenannten auch der Körper bis fast zum Schwanz mit Geschmacksknospen bedeckt sein kann.

Wie ich bereits sagte, geht diese Vergrößerung des proximalen Geschmacksareales über Kopf und Körper immer zusammen mit einer Hypertrophie der sensibelen VII Wurzel (nie mit einer Hypertrophie des V) eventuell über den ganzen Körper (S. Fig. 4).

Da übrigens auch die Geschmacksknospen in den Kiementaschen bei manchen dieser Tiere erheblich vermehrt sind, findet man ebenfalls eine Vergrößerung der sensibelen IX und X Wurzel ¹⁾.

Dass die Hypertrophie dieser drei Nerven wirklich eine Folge ist von der Vermehrung der Geschmacksknospen und nicht auf eine Vermehrung des gewöhnlichen Tastsinnes beruht, ist ausser Zweifel, weil eben eine Vermehrung des letzteren nicht statt gefunden hat und die Zahl der Geschmacksbechern sehr vermehrt ist.

Von diesen Nerven hat jetzt nur noch der Vagus einen gewöhnlichen Hautast ²⁾, und die Aeste der Schleimhaut-tactilität zeigen keine erhebliche Vergrößerung oder Vermehrung in Vergleich zu den Selachiern.

Gerade diese einseitige Hypertrophie der Geschmacksfasern, namentlich des Facialis für die aussere Körperhaut ist Ursache dass die Geschmacksfasern dieser Nerven sich ausdehnen in Gebieten deren gewöhnlichen Tactilitätsreizen von anderen Nerven übermittelt werden: ein wichtiger Umstand, wovon wir auch in der Anordnung der Centren und deren Verbindungen einen Ausdruck finden werden.

Das Sensibilitätsgebiet dessen Areal vom Facialis Geschmacksfasern enthält, ist für manche Teleostier in erster Stelle das Trigeminalggebiet, für Gadoide Fische ausserdem das cervicale Sensibilitätsgebiet der vorderen Flossen, und für einige Siluroïden das spinale sensible Gebiet der ganzen Körperoberfläche, wie es der Fall ist bei *Ameiurus melas* wo die sensible VII Wurzel (siehe Fig. 4) sich dem entsprechend weit über die Körper-oberfläche ausdehnt.

In Verbindung mit dieser erheblichen Ausdehnung des Geschmacks

¹⁾ Ob die Hypertrophie der sensibelen IX und X nur einer Vermehrung von Schleimhautaesten zu danken ist und schliesslich doch auch nicht auf der ausseren Haut in der Umgebung der Kiemen Geschmacksknospen versorgt?

²⁾ C. J. Herrick gibt wenigstens für *Menidia* ausdrücklich an: „the sensory IX is composed exclusively of communis fibers, general cutaneous fibres are not received during any part of its course“. Siehe: Cranial nerves of Bony fishes; Journal of Comparative neurology, Vol. VIII, 1898, S. 165.

Johnston giebt in seinen Lehrbuch an dass die Entstehung des Operculums den Schwund der Hautäste der VII (and IX? Ref) verursacht. Das Opereulum bekommt seine sensible Innervation vom Trigemini und Vagus (l. c. S. 107).

ist es nun interessant dass ganz bestimmte Areale der Oblongata eine Volum-Zunahme aufweisen, welche die bereits bei der Schilderung der Verhältnisse bei den Selachiern gemachte Bemerkung bestätigen, dass (wenigstens bei den Fischen) es namentlich die locale Oblongata Centren sind, welche die Kerne des Geschmacks bilden und nicht die absteigenden Fasern eines fasciculus solitarius.

Ich werde die centralen Verhältnisse kurz besprechen bei einigen Tieren wo sie am auffallendsten sind und wähle dazu die namentlich von C. Judson Herrick¹⁾ studierte, Gruppe der Siluroïden und Cyprinoïden Fischen, wovon auch das Institut in Amsterdam gerade sehr schöne Exemplare besitzt. (Siehe Fig. 5, 6, 8, 9).

Auf nebenstehenden Tafel gebe ich einige Abbildungen des makroskopischen Verhaltens der Oblongata bei Ameiurus nebulosus Malapterurus electricus und Carpiodes Velifer (siehe die Tafelfiguren 5, 6 und 7).

Was die Endigung des IX, X und VII anbelangt, gilt folgendes.

Wie bei allen Tieren treten Glossopharyngeus und Vagus in ziemlicher Nähe von einander an den Bulbus heran.

Letzter enthält auch Hautfasern (r. cutanei dorsales vagi) von der occipitalen Region des Kopfes und dem oberen Teil des Operculums (Herrick²⁾).

Nachdem er diesen Hautast wieder an dem Trigemini abgegeben hat (wie auch durch Marchi-degenerationen von Wallenberg³⁾ bei Cyprimus nachgewiesen wurde) steigen beide weiter dorsalwärts empor und endigen in einer als lobus glossopharyngei et vagi bekannten dorso-lateralen Verdickung der Oblongata (Fig. 8) derer topographisches Verhalten zum sensiblen VII Kern unten beschrieben wird.

Man kann nicht angeben welche von den dort endenden IX und X Fasern als Geschmacksfasern und welche als Tastfasern der Schleimhaut betrachtet werden müssen, nur können wir mit Sicherheit sagen, dass die Mehrheit als Geschmacksfasern betrachtet werden dürfen und dass somit der Oblongata Kern selber der Hauptsache nach als wirklicher Geschmackskern betrachtet werden muss.

Es verdient auch hier betont zu werden dass die bei den Säugern absteigenden visceralen IX und X Fasern (dort unter dem

¹⁾ On the cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American Siluroïd fishes. Journal of Comp. Neurology Vol, XI, 1901. The gustatory paths in the brains of bony fishes. Journal of Comp. Neurol. Vol. 15, 1905.

²⁾ Herrick, The cranial and first spinal nerves of Menidia. Journ. of Comp. Neurology. Vol. IX, 1899, S. 424.

³⁾ Wallenberg, Beiträge zur Kenntniss des Gehirnes der Teleostier und Selachier. Anat. Anzeiger Bnd 31, 1907, S. 372.

Namen fasciculus solitarius bekannt) bei diesen Fischen kaum anwesend sind.

Ein absteigender Charakter kommt dort in den IX und X Fasern eigentlich nur einigermaßen zum Ausdruck in der sensibelen IX welche wenigstens bei einigen Teleostiern etwas absteigt bevor sie ihren Endkern erreicht. Bereits Herrick¹⁾ hat in seiner Menidia Arbeit darauf hingewiesen dass auch bei diesen Fischen die directe Endigung sehr überwiegt.

Der sensible Vagus Kern dehnt sich caudalwärts bis zur commissura infima und deren Kern aus. Caudalwärts davon ist ein feinfaseriges Bündel zu verfolgen welches bis etwa zum Niveau des ersten Spinalnerven in der paracentral gelegenen Säule grauer Substanz sich auflöst aber dieses Bündel ist kein absteigendes Wurzelbündel des X oder IX.

Die sensible Facialisfasern treten ziemlich viel weiter nach vorne in die Oblongata ein. Bei Silurus glanis findet sogar ein so enger Anschluss an der Sensib. V Wurzel statt, dass diese Wurzeln ohne dass man sie central oder perifer verfolgt nicht auseinander gehalten werden können: Berkelbach v. d. Sprenkel. (Vergl. auch Herrick (l. c. 1901) und Stannius²⁾).

Der Eintritt findet bei den meisten Teleostiern nicht statt in directem Anschluss an die motorische Wurzel, sondern oft frontaler und meistens dorsaler sodass zahlreiche Vestibularisfasern sie von der motorischen VII Wurzel trennen (Vergl. Gadus; Fig. 11).

Die Wurzelfasern streben nach Eintritt in schräger Richtung dorsal- und caudalwärts und enden schliesslich auf ein Niveau, welches bedeutend caudal von ihrem Eintritte liegt.

Die Lage dieses sensibelen Facialiskernes ist verschieden bei den verschiedenen Teleostiern, und — nach Herrick — tut sich bereits in dieser Differenz die Verschiedenheit in der periferen Hauptverbreitungen gelten. Bei den Cyprinoïden und Siluroïden ist der Kern ziemlich unabhängig von dem lobus IX und X und wird er grösstenteils frontal davon liegend (Fig. 9) als tuberculum impar den 4ten Ventrikel nach oben abschliessend an seiner hinteren Seite schalenförmig vom lobus IX et X umfasst (vergl. Fig. 8 und 10).

Dieser VII Kern soll nach Herrick nur die Geschmacksfasern der ausseren Haut aufnehmen, während ein kleinerer Teil der VII Wurzelfasern weiter nach hinten zieht und sich verliert in dem vorderen Abschnitt des lobus IX et X.

Angesichts der Tatsache dass der lobus glossopharyngei et vagi

¹⁾ Journal of Compar. Neurology. Vol. IX, 1899, S. 207.

²⁾ Untersuchungen über das periferische Nervensystem der Fische. Rostock. 1849.

nur Geschmacksfasern der Schleimhaut innerviert, ist es sehr wohl möglich dass die VII Fasern, welche an den Hauptkern des VII vorüber ziehen und in den lobus IX et X enden ebenfalls Schleimhautäste des VII entstammen, d. h. diejenigen Aeste, welche aus der Mundhöhle stammen ¹⁾.

Während wir also in dieser Verbindung von einem Teil der sensibelen VII Fasern mit dem Centrum des Glossopharyngeus und Vagus einen Ausdruck der periferen Verwandtschaft sehen dürfen, zeigt andererseits ein sehr interessantes Verhalten zwischen descendierender Trigeminiwurzel und tuberculum impar die periferen Verwandtschaft, welche zwischen den Kopfstämmen des Facialis und der Trigemini-tactilität des Kopfes besteht.

Wie ich doch bereits betont habe, versehen die äusseren Aeste des VII ein sensibiles Trigeminiareal mit Geschmacksfasern.

Obschon also der Trigeninus bei den Fischen keine Geschmacksknospen innerviert, liegt doch zwischen den äusseren Sensibilitäts Aesten des Trigeninus und des Facialis eine correlative Verwandtschaft vor. Dass diese Correlation zwischen VII Geschmack und V sensibilität auf der Kopfhaut von grosser funktioneller Bedeutung ist habe ich bereits am Anfange dieser Seiten betont und darauf hingewiesen dass in den meisten Fällen für das zu Stande kommen der Nahrungsreaction das Zusammenwirken von Trigemini-sensibilität und Facialisgeschmack eine Hauptbedingung ist.

Es ist nun sehr interessant zu sehen, wie nach den hervorragenden Untersuchungen Herrick's dieser periferen correlative Verband in der Oblongata zum Ausdruck kommt.

Auf dem Niveau wo die descendierende Trigeminiwurzel das tuberculum impar faciale passiert sieht man dass von der erstgenannten eine grosse Zahl von Collateralen dorsalwärts aufsteigt und sich in einem Abschnitt des sensibelen VII Kernes verliert, welchen Herrick ²⁾ deshalb als *nucleus intermedius facialis* bezeichnet und der sich hierdurch als Correlationskern zwischen zwei verschiedenen Wahrnehmungsfunktionen desselben Areales kennzeichnet.

Ein zweites Beispiel der Annäherung zwischen Geschmacksbahnen und Tastfasern ist der eigentümliche Verlauf einer secundären Geschmacksbahn die teilweise aus dem VII (Fig. 9), teilweise aus dem IX-X Kern (Fig. 8) entsteht und sich an dem descendierenden

¹⁾ Sieher scheint mir dieses jedoch keineswegs da es auch sein könnte dass die VII Geschmacksfasern in den Hauptkern des sens. VII enden und die tactile VII Schleimhautfasern caudalwärts weiter ziehen.

²⁾ Herrick, On the centers of taste and touch in the Oblongata of Fishes. Journal of Comp. Neurology. Vol. 16, 1906.

V-wurzel entlang (Fig. 10) frontalwärts begiebt zu den vorderen Geschmackskern (V. G. K.) oder Rindenknoten, welche auch Collateralen der sensibelen V Wurzel aufnimmt und sich dadurch ebenfalls als ein Correlationscentrum zwischen Tastgefühl und Ge-

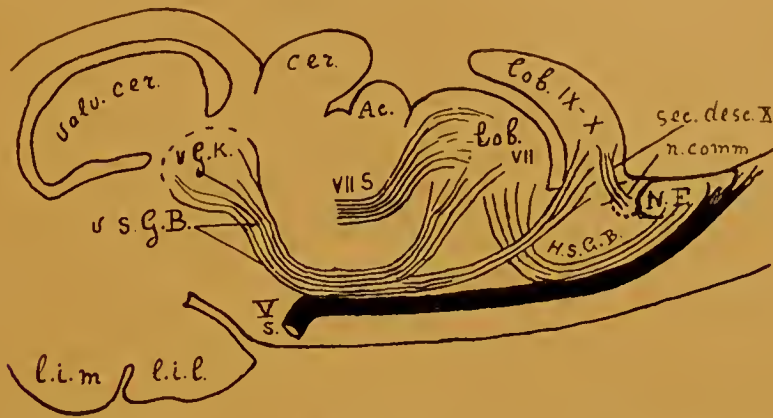


Fig. 10. Geschmackskerne und Bahnen. Schematisiert n. Herrick
cer. = cerebellum; Ac. = acusticum; lob. VII = lobus sensibilis VII; lob. IX—X = lobus sensibilis IX—X; n. comm. = nucleus commissurae infimae; N. F. = nucl. funiculi posterioris; V. S. G. B. = Vordere Secundäre Geschmacksbahn; H. S. G. B. = hintere Dito; v. G. K. = vorderer sekundärer Geschmackskern.

schmack zeigt. Diese secundäre aufsteigende Geschmacksbahn, übt in Correlation mit der descendierenden Quintus wurzel einen erheblichen Einfluss aus auf die motorischen Kerne von Mund, Bart und Operculum.

Wir finden aber, gerade bei den Siluroïden, dass die Ausdehnung des VII-Geschmacks sich nicht nur auf der ausseren Haut des Kopfes beschränkt, sondern auch auf den Körper weitergeht und dort also in correlativer Wirkung tritt mit cervicaler oder sogar spinaler Sensibilität.

Auch dieses periphere Verhalten findet nun einen Ausdruck in den Faserverbindungen des tuberculum impar, indem eine absteigende secundaire Bahn aus diesem Kern ihr Ursprung nimmt und caudalwärts ziehend in Verbindung tritt mit den Hinterhörnern des Cervicalmarks. Auch diese absteigende secundaire Geschmacksbahn läuft grösstenteils an der descendierenden V Wurzel entlang, welche denselben Weg zu seinem cervicalen Correlationszentrum einschlägt.

Interessant ist dabei dass der sensibelen IX und X Kern — der wohl Fasern abgiebt an der aufsteigenden secundären Geschmacksbahn, in der Bildung des Correlationssystemes mit den Hinterhörnern kein Teil nimmt. (Siehe Fig. 10: H. S. G. B.).

Doch besitzt der lobus IX et X auch ein Correlationskern mit caudalen Systemen. In diesem Falle aber handelt es sich ver-

muthlich nur um tactile Systemen der Schleimhäute, entsprechend dem Verbreitungsgebiet ihrer Geschmacksknospen.

Es ist eine Verbindung mit einem Kern, den ich schon eher nannte, und der am Calamus scriptorius die beiderseitigen Vagusareale verbindet: dem nucleus commissurae infimae.

Dieser Kern welcher mehr oder weniger in einer continuierlichen Linie liegt mit dem nucleus intermedius VII und dem nucleus intermedius IX und X (s. u.) enthält Fasern der hintersten Vaguswurzel, welche (Herrick) aller Wahrscheinlichkeit nach kaum mehr Geschmacksfasern führt aber wohl hauptsächlich tactiler Natur ist. Daneben empfängt er Fasern (Fig. 10: desc. sec. X) aus einem Abschnitt des IX und X Kernes der dem nucleus intermedius VII ähnlich ist. Aus diesem Commissurkern gehen wieder eferente Neuronen in die substantia reticularis motoria der Umgebung ab.

Wir lernen aus diesen anatomischen Tatsachen zweierlei:

1o. *Dass Systeme, welche eine periphere Reizverwandtschaft besitzen (es sei dass sie angrenzende Arealc mit analogen Wahrnehmungsnerven versehen, es sei dass sie verschiedene aber öfters zusammenwirkende Wahrnehmungen (Tast und Geschmack) desselben Arealcs innervieren, centrale Verbindungen angehen.*

2o. *Uebereinstimmend mit der physiologischen Tatsache dass Zusammenwirkung von Geschmacks- und Tastempfindung, zwar nicht nötig, aber doch sehr günstig ist für das Zustandekommen des Nahrungsreflexes, finden wir dass die eferenten Impulsen zu der substantia reticularis motoria gerade aus den Correlationszentren ihren Ursprung nehmen.*

Es ist der Mühe wert diese Erfahrungen jetzt nochmal zu prüfen an einem anderen Tiere — wo die periferen Verhältnisse von Geschmack und Tastempfindungen anders sind als bei den Cyprinoïden, ich meine den Cabliau.

Während wir bei den meisten Teleostiern namentlich ein Zusammenwirken des Facialis Geschmacks mit der Trigeminessensibilität fanden und diese sich central auch zeigte, haben die Gadiden eine Anordnung der Geschmacksknospen, die namentlich auf den vorderen Flossen überwiegt, welche als förmliche Explorationsorgane des Geschmackes und Tastsinnes dienen.

Es ist nun sehr interessant zu sehen wie bei diesen Tieren die periphere Correlation zwischen der cervicalen Tactilität der vorderen Flossen und dem darauf ausgedehnten VII Geschmack, in der Oblongata zum Ausdruck gelangt.

Diese andere Correlation zeigt sich nach Herrick¹⁾ schon dadurch dass das Facialiscentrum und der lobus glossopharyngei et vagi sich anders zu einander verhalten als bei den erstgenannten Tieren.

Während doch bei Siluroïden und Cyprinoïden das Centrum des Facialisgeschmacks hauptsächlich frontal von demjenigen des IX und X localisiert war und mit Trigemini Collateralen in Verbindung steht findet man bei Gadiden dass der sensible VII Kern sich dem IX und X Kern entlang nach hinten ausdehnt, an dessen Aussenseite sich anlagernd. Ich kann durch persönliche Wahrnehmungen diese Angabe Herrick's nur bestätigen.

Es liegt also der Facialiskern beim Cabliau nicht frontal von dem lobus IX et X aber daneben (siehe Fig. 12).

Nicht-aber alle sensible VII Fasern ziehen in diesen Facialiskern hinein, ein kleinerer Teil nimmt — wie bei (Cyprinoïden und) Siluroïden — einen anderen Verlauf und endet in den lobus IX und X.

Es liegt die Vermutung nahe dass es sich auch hier, wie dort, handelt um denjenigen Aesten des Facialis, welche den Geschmack und die VII Sensibilität des vorderen Abschnittes der Mundhöhle versorgen und also in räumlicher Verwandtschaft stehen mit der sensibelen IX und X Wurzel, welche den Pharynx und die Kiementaschen versorgen.

Der laterale VII Kern wurde dann einen reinen VII Kern des Hautgeschmackes darstellen.

Der mediane Kern, welche hauptsächlich IX und X Kern ist hat dieselben Verbindungen wie bei anderen Fischen und geht rückwärts über in den visceralen Teil des nucleus Commissurae infimae.

Die Verbindungen des VII Kernes sind aber andere als bei Cyprinoïden und Siluroïden. In erster Stelle nimmt dieser Kern kaum einen Anteil in dem Aufbau der vorderen secundären Geschmacksbahn (welche am V entlang frontalwärts zieht). Diese Bahn entsteht fast nur aus dem sensibelen medialen (IX et X) Kern.

Der laterale Kern welche also hauptsächlich den Geschmacksknospen auf den freien Brustflossen dient²⁾ dehnt sich weit nach hinten aus, ist dort continu mit dem sensibelen Kern des cervicalen Markes und demonstriert bereits dadurch den intimen Verband, welche zwischen den äusseren Körper — d. i. hauptsächlich Flossen-

¹⁾ A study of the vagal lobes and of the funicular nuclei in the brain of the Codfish. Journal of Comparative Neurology. Vol. 17, 1907.

²⁾ Gadus morrhua hat keinen erheblichen Geschmacksbart, nur ein sog. „Haar“ (anstatt 8 bei Ameiurus)..

geschmack, dieser Tiere und der (cervicalen) Tactilität der Flossen besteht. Auch aber durch secundäre Bahnen kommt dieser Verband zum Ausdruck. In erster Stelle durch eine nicht besonders stark entwickelte secundäre Bahn aus dem sensibelen VII Kern zu den cervicalen sensibelen Kern, in zweiter Stelle und hauptsächlich durch eine bedeutend entwickelte directe motorische Bahn aus dem VII Kern zu der *formatio reticularis motoria* des Cervicalmarkes, wodurch zweifellos die Geschmacksempfindungen der Flossen in directem Verband gebracht werden mit der Motilität dieser Flossen.

Diese Fasern sind in Fig. 12 nicht links, aber rechts anwesend. Es ist die dunkle von der rechten Seite kommende, in oberen Teil der Raphe kreuzende Bahn.

Wir finden somit bei den Gadiden, entsprechend der ganz besonderen periferen Localisation des Facialisgeschmacks eine ganz besondere Topographie des centralen VII Geschmackskernes und besondere Verhältnisse desselben zur cervicalen Sensibilität und Motilität, die ein centrales Ebenbild der ganz besonderen periferen Correlation aufweisen.

Von besonderem Interesse ist auch wieder hier, dass sowohl für die visceralen als für die äusserlichen Geschmack- und Tastempfindungen ein so besonderes Correlationscentrum in dem *nucleus commissurae infimae* gefunden wird ¹⁾.

Es kann nicht befremden dass wir auch in der Anordnung der motorischen Kiemenbogenkerne bei den Knochenfischen einen Ausdruck der besonderen centralen sensibelen Verhältnissen finden.

Obschon ich für die eingehende Erörterung hiervon auf meine frühere Publicationen hinweise ²⁾, möchte ich hier doch einige Hauptsachen erwähnen, und in dem Lichte unseres, namentlich von Herrick gewonnenen Kenntnisses der sensibelen und correlativen Verhältnissen betrachten.

Während wir bei den Haien den Einfluss des gemeinschaftlichen sensibelen VII—IX—X Centrums auf den motorischen VII, IX und X Kern wahrnehmen konnten in der Tatsache dass letzterer eine continuirliche Zellreihe bildet, welche etwa auf dem Niveau des entsprechenden sensibelen Kernes liegt, finden wir hierin bei den Knochenfischen in soferne eine Veränderung dass nur der ganze motorische Vagus Kern constant diese Lage beibehält. Der ganze IX Kern kann auch darin bleiben, (*Menidia* *Pleuronectiden* und *Cyprinoïden* ³⁾) er kann aber auch teilweise

¹⁾ Vergl. auch Herrick. On the Commissura infima. Journal of Comparative Neurology Vol. 18, 1908.

²⁾ Siehe namentlich: Weitere Mittheilungen über Neurobiotaxis; Bnd. VII *Folia Neurobiologica* 1012 und Verhandelingen der Kon. Akademie der Wetenschappen te Amsterdam 1910.

³⁾ Doch findet man auch dort den eigenthümlichen frontalaussgebuchteten Verlauf der motorischen IX Wurzel.

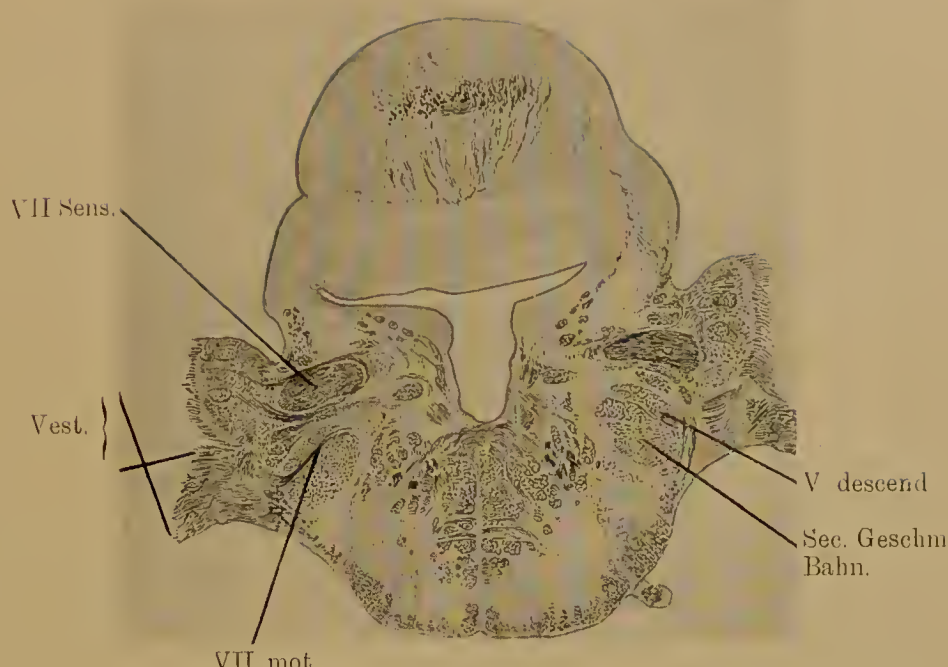


Fig. 11. Eintritt der S. VII und mot VII bei der Cabliau.

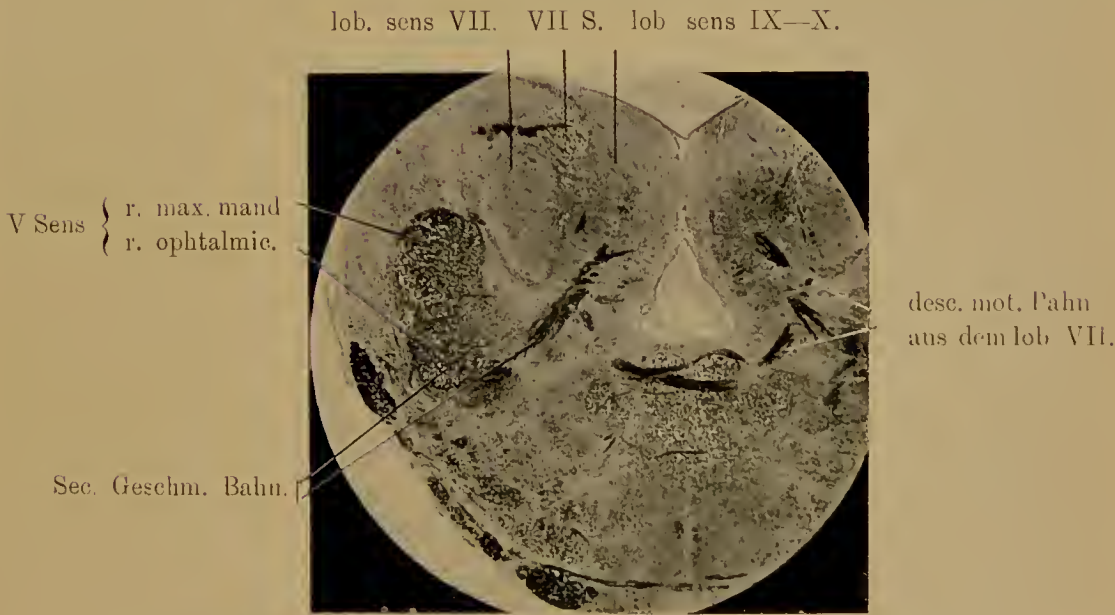


Fig. 12. Gadus morrhua. Secundaire Geschmacksbahn aus dem sensibelen IX Kern und descendierende (motorische) Bahn aus dem lob. VII.



verlagert sein in Verbindung mit dem VII Kern, wovon entweder nichts (*Lophius*) oder nur ein Teil (*Plattfische*, *Cyprinoïden*) der Vagus saule einverleibt bleibt.

Die Mehrheit der motorischen Facialis Zellen sind frontal- und ventralwärts verlagert indem sie einen näheren Anschluss bekommen haben an den frontaltwärts an der descendierenden Trigeminiwurzel entlang verlaufenden secundären Bahn der Geschmackskerne, welche mehr frontaltwärts auch die Lage des motorischen Trigeminskernes bedingt. Sie haben sich somit von den übrigen Zellen gesondert und die Frage dringt sich auf welche Funktion kommt, der dorsal geblieben VII—IX—X Säule zu und welche den fronto-ventral gewanderten VII Zellen?

Wir können darüber ohne physiologische Experimente keinen sicheren Ausschluss geben und nur Vermutungen äusseren.

Diese Vermutungen würden dann dahin gehen, dass die VII und IX Zellen welche der Vagussäule angeschlossen bleiben auch in ihrer Funktion dem motorischen Vagus nahe stehen, während die sich sondernden Facialis Zellen einer Funktion und Innervation entsprechen, welche verschieden ist von der der dorsalen Säule und vermutlich mehr Verwandtschaft mit dem motorischen V Kern aufweist weil auch dieser demselben Complex von aufsteigender Geschmacksbahn und descendierender Trigeminiwurzel unterworfen ist.

Nun ist aber diejenige Funktion welche einem Teil des VII und IX und dem ganzen Vagus zukommt die Funktion der Kiemenbewegung während ausser dieser dem VII noch die Eröffnung des Mundes und Hebung des Operculums zukommt.

Wir würden also in der dorsalen VII—IX und X Säule die Kiemenbewegung, ¹⁾ in dem ventro-frontalen Facialis Kern die Eröffnung des Mundes, und Hebung des Operculums zu erblicken haben, während schliesslich der motorische Quintuskern selber den Mund wieder schliessen würde. Dabei käme dann noch dass dem V Kern die Dilatation der Operculums und die Bewegungen der Geschmacksbart des Kopfes zukommt. Gerade mit Hinsicht auf der letzt genannten Tatsache irt es nicht befremdend dass der motorische Trigeminskern sich bei Tieren mit gut entwickelten Geschmacksbart dem Complex dem aufsteigenden Geschmacksbahnes und der V descendes anschlieszt.

Namentlich die Topographie bei *Tinca* und *Silurus glanis* spricht dafür dass der frontoventrale Facialis Kern eine intime funktionelle Verwandtschaft mit dem V Kern hat womit sie bei *Silurus glanis* fast continuell ist und in genau derselben ventralen Lage vorkommt. (Berkelbach v. d. Sprenkel).

Amphibien.

Gegenüber diesen stark hypertrophierten und mehr differenzierten Verhältnissen bei den Knochenfischen liegt bei den *Amphibien* wieder ein einfächerer Bau und Anordnung vor, welche bei den — der Hauptsache nach noch wasserlebenden geschwänzten Amphibien (*Salamander*, *Triton* etc.) den bei den Haien gefundenen Verhältnissen sehr ähnlich ist. Bei allen ausgewachsenen Amphibien fehlen Geschmacksknospen auf der ausseren Haut.

In der Mundhöhle und Pharynx und auf der hier zuerst auftretenden musculösen Zunge sind sie aber reichlich vorhanden.

¹⁾ Dabei innerviert der motorische X auch das Palatum-organ (Herrick).

Bei den geschwänzten Amphibien reichlicher als bei den Fröschen.

Die periferen Aesten der VII, IX und X bei den Amphibien sind in letzter Zeit eingehend untersucht, namentlich bei Urodelen von Coghill, Bender und Norris. Ich werde auf den Verlauf der schleimhautaeste hier nicht eingehen doch nur erwähnen, dass in Gegensatz zu den mit einem Operculum versehenen Fischen, die urodele Amphibien wieder einen Hautast des VII besitzen (vergl. Norris: Proc. Yowa Acad. of Science Vol 11. 1911¹⁾; Journ. of Morph., Vol. 24, S. 285 und 289), der zwar sehr klein ist, aber von diesem Autor centralwärts in den V descendens verfolgt wurde. Auch im Glossopharyngeus können bei diesen Tiere Fasern für die aussere Haut gefunden werden, (bei *Necturus*, nicht bei *Siren*).

Der Vagus besitzt bei allen Amphibien Hautäste. Die centralen Verhältnisse kennen wir am besten aus den Arbeiten von Strong²⁾, Kingsbury³⁾ and Röthig⁴⁾. Sie sind in allgemeinen Zügen folgende:

Die Wurzeln des Glossopharyngeus und Vagus treten nicht so dicht nebeneinander an die Oblongata heran als bei den meisten Fischen. Dieses scheint eher einer frontalen Verlagerung der IX Wurzel zu danken zu sein als einem mehr caudalen Eintritt des Vagus. Letztere nähert die Oblongata nicht in so vielen Würzelchen als sonst meistens der Fall ist, doch zerfällt bei *Necturus* in 2 Hauptwurzeln. (Vergl. Kingsbury und auch Mc. Kibben⁵⁾).

Beide Nerven streben, nachdem eventuelle Hautaeste in der üblichen Weise an der descendierenden Trigeminiwurzel abgegeben sind (Strong, Kingsbury), dorsalwärts und enden teilweise auf dem Niveau ihres Eintrittes in dem sensibelen Oblongatakern dieser Nerven, der in der Masse der Oblongata eingebettet liegt und den Boden nicht oder kann hervorwölbt (Fig. 13, Tafel IV).

In Gegensatz aber zu den niederen Vertebraten biegt hier der grösste Teil der visceralen IX—X Fasern nach hinten um und

¹⁾ Norris. The periperal Distribution of the cranial nerves of *Necturus Maculatus* und: Cranial nerves of *Siren lacertina*.

²⁾ Strong. The cranial neryes of Amphibia. Journal of Morphology, vol. X, 1895.

³⁾ Kingsbury. The Brain of *Necturus*. Journal of Comp. Neur, fol. 5, 1895.

⁴⁾ Röthig. Contributions upon Neurobiotaxis. The arrangement of the motor nuclei in *Myxine glutinosa*, in *Crypto branchus*, *Necturus*, *Rana fusca* and *Bufo*. Proc. of the Kon Axad. v. Wetensch. Amsterdam, Oct. 1913.

Eine sehr eingehende Monographie über das Gehirn der Amphibien wird von diesem Autor in Oppel's Handbuch erscheinen.

⁵⁾ Mc. Kibben. The eyemuscle nerves in *Necturus*. Journal of Comp. Neurology, fol. 23, 1913.

bildet einen richtigen fasc. solitarius IX et X, welcher der absteigenden V Wurzel parallel (etwas mehr dorsal als diese) caudalwärts läuft und teilweise kreuzend und Fasern abgebend an dem Calamus scriptorius erst im 2ten und 3ten spinalen Segment zu enden scheint (Wallenberg¹⁾). Dieses absteigende Bündel ist während seines Verlaufes in der Oblongata begleitet von einer Säule grauer Substanz welche namentlich frontal (auf dem Niveau des IX Eintrittes) sehr dick ist und nicht abzutrennen ist von dem sensibelen Oblongata Endkern. Da diese viele Endigungen aufnimmt, wird dadurch der fasciculus solitarius in caudaler Richtung (obschon erst durch einen Zuwachs neuer Wurzelfasern zunehmend) stets dünner.

Die sensible Facialiswurzel tritt weiter frontal in der directen Nähe der entsprechenden motorischen Wurzel ein. Dort wo sie Hautfasern führt treten diese in der descendierenden Quintus wurzel über (Norris; l. c.). Der viscerele Teil biegt, nachdem sie den Boden des Ventrikels mehr genähert ist, rückwärts und endet — wie bei den Haien — bedeutend weiter caudalwärts in den Kern des Glossopharyngeus der dadurch sehr umfangreich ist. Der Verlauf dieser VII Fasern zeigt eine kleine Differenz bei larvalen Tieren (Kaulkuppen, Strong; l. c.), indem sie dort nach ihrem Eintritt in die Oblongata noch näher der descendierenden Trigemini wurzel rückwärts ziehen. Caudal haben sie auch dort bereits eine dorsalere und mehr mediale Lage.

Ich erwähne dies nur deshalb weil solch ein Befund, wenn die Wurzel nicht weiter rückwärts verfolgt wird oder nicht bei erwachsenen Tieren kontrolliert würde, den Eindruck machen könnte dass die ganze sensible VII sich dem Trigemini anschliesse, was doch nicht der Fall ist. (Vergl. auch S. 100, 2te Fusznote).

Die sensible VII Wurzel ist bei den geschwänzten Amphibien grösser als bei den ungeschwänzten, die Endigungsweise ist aber bei beiden dieselbe.

Ein Unterschied zwischen Geschmacksfasern und gewöhnlichen tactilen Fasern der Schleimhaut lässt sich auch hier nicht machen.

Wir finden somit einerseits eine grosse Uebereinstimmung mit dem Zustande bei den Haien, Andererseits liegt eine Differenz darin dass bei Haien die viscerio-sensible Fasern des IX und X mehr direct auf dem Niveau ihres Eintrittes enden (Fig. 1), und der absteigende Wurzelverlauf welche den fasc. solitarius bildet nur anwesend ist im prevagalen Teil, d. i. in der VII (Fig. 3) nicht in den IX und X Wurzeln. Bei den Amphibien aber ist der fasciculus solitarius

¹⁾ Wallenberg. Die caudale Endigung der bulbo-spinalen Wurzeln des V, VIII und X beim Frosche. Anat. Anz., Bnd. 30, 1907.

sensu strictiori d. i. der visceralen IX und X Wurzeln erheblich entwickelt und wird von jetzt an auch weiter in der Vertebratenreihe sehr auf den Vordergrund treten.

Welche darf wohl die Ursache sein von diesem von jetzt ab mehr überwiegenden absteigenden Verlauf der visceralen IX und X Wurzeln?

Es lässt die Tatsache dass die absteigenden Fasern teilweise in der commissura infima enden und die letzte sensible Vaguswurzel, welche wohl den geringsten Anteil in der Geschmacksversorgung hat, daran auch einen beträchtlichen Teil seiner Fasern abgibt, sowie die Tatsache dass der nucleus der unteren Commissur bei den Fischen bereits die Bedeutung eines Correlations-centrums mit tactilen Reizen hatte, während die bulbäre Endigung gerade bedeutend an Grösse zunahm bei der Vermehrung der Geschmacksbecher, uns vermuten dass das Absteigen einer so grossen Zahl von IX und X Wurzelfasern bei den Amphibien nicht mit dem Geschmack in Verband gebracht werden muss, aber wahrscheinlich mit Correlationen der allgemeinen Schleimhautempfindlichkeit, wie dies auch bei der descendierenden V Wurzel für die Empfindlichkeit der Haut gilt.

Indem aber bei der letzteren die Ursache dieser centralen Correlation eine sehr ins Auge springende ist, weil dadurch anatomisch Annäherung und Zusammenwirkung von der äusseren Sensibilität des Kopfes mit derjenigen vom Hals und vom Körper central zum Ausdruck kommt, lässt sich bei dem Absteigen des fasciculus solitarius über die hintere Grenze der letzten Vaguswurzel hinaus die Frage stellen, welche Correlation hier zu Stande kommt und wodurch diese bedingt wird?

In erster Stelle dürfte man daran denken dass mit dem Eintritt der Lungenatmung, welche teilweise ihre Centren im Rückenmark hat, die sensibelen Fasern der Mund, Zunge, Pharynx und Larynxwand, in mehrerer Correlation mit caudalen Respirationcentren treten, welche Correlation auch deshalb so wichtig ist, weil bei Amphibien auch durch die Schleimhaut von Mund, Zunge und Rachen ein erheblicher sauerstoffanstansch statt findet.

Bereits die Tatsache dass die Wurzeln des IX und X nach teilweiser Abgabe von Fasern in der Commissura infima bis ins 3te spinale Segment absteigen ¹⁾ muss uns veranlassen diese Möglichkeit auf dem Vordergrund zu stellen. Die Wurzeln enden (nach Marchidegenerationen zu urteilen) an dem Basis des septum mediale posticum,

¹⁾ Bekanntlich entwickelt sich der N. phrenicus aus dem IV (und III) ten Halssegment. Obschon ein Diaphragma erst recht bei den Reptilien auftritt, findet bei den Amphibien bereits (Fürbringer) eine Verbindung von den Myocommata des Sternohyoids mit der Herzbeutel statt.



Fig. 13. Obere Ansicht der Oblongata bei *Rana mugiens*.

Die erhebliche Anschwellungen der Bodengraus, welche bei Fischen durch die viscerosensibele Kerne entstehen, fehlen hier. Der ventrikulboden ist flach.



Fig. 14. Obere Ansicht der Oblongata v. *Crocodilus porosus*.

Die obere Oeffnung des Ventrikels ist sehr eingeengt durch die enorme Entwicklung der somato-sensibelen (V und VIII) region (vergl. auch Fig. 16).

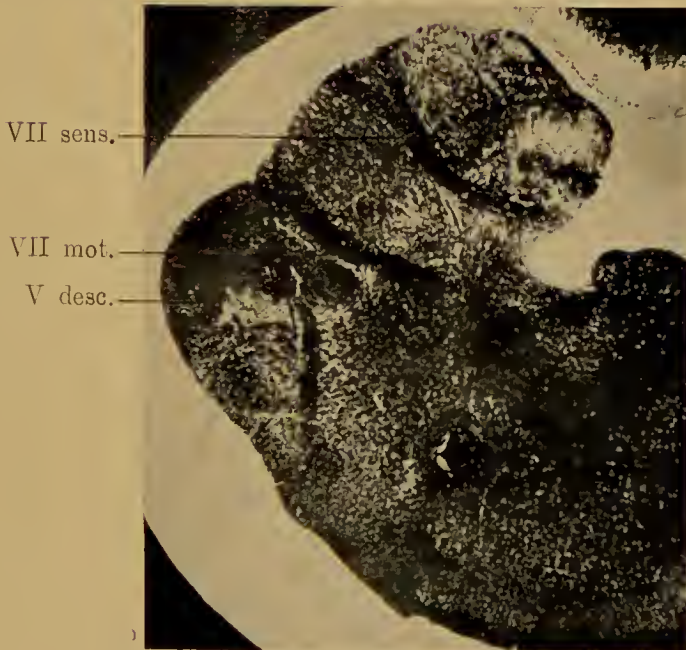


Fig. 15. *Varanus Salvator*. Eintritt der sensibelen und motorischen VII Wurzel.



teilweise in den ventro-medialen Teilen der Hinterhörner: ein sympathisches Areal nach unserer jetzigen Kenntniss. Es würde dann das absteigenden Bündelchen seinen alten Namen „fasciculus respiratorius“ wohl verdienen. Neben dieser Möglichkeit giebt es auch sonst bei den Amphibien Neuigkeiten welche eine Veränderung der sensibelen Leitungsbahnen in caudaler Richtung beeinflussen könnten.

Ich meine die Tatsache dass bei den Amphibien zuerst eine muskulöse Zunge auftritt, welche XII-Musculatur führend, von einer Schleimhaut bedeckt wird, die vom Trigeminus, Glossopharyngeus und Facialis ihre sensible Innervation bekommt.

Mit Hinsicht auf die Rolle welche dieser Zunge mehr und mehr als Explorationsorgan des Geschmackes und der dieser begleitenden Tactilität zukommt, wäre eine Correlation der Empfindungen seiner Oberfläche mit den übrigen Empfindungen der Mundhöhle eine mögliche Ursache dieses absteigenden Faserverlaufes. Die übrige Sensibilität der Mundhöhle doch ist in dem dorsalsten Teil des absteigenden Trigeminus representiert und da diese, im oberen Cervicalmark bei dem Calamus einen Endkern besitzt, dürfte auch die Correlation mit diesem System einen Einfluss ausüben auf den mehr ausgesprochenen descendierenden Verlauf der inneren sensibelen Fasern. Die erstgenannte Möglichkeit: der Zusammenhang mit der Lungenatmung ist aber bei weitem die wahrscheinlichste, denn wir werden sehen dass der fasciculus solitarius gerade dort eine grosse Ausdehnung annimmt wo die Sensibilität der Zunge, sowohl deren Tastempfindung als der Geschmackssinn sehr gering ist: d. i. bei den Vögeln. Ich werde übrigens Gelegenheit haben auf diesen Punkt noch einige male zurückzukommen. Nur dieses möchte ich bereits jetzt auf dem Vordergrund stellen: dass das Absteigen der IX und X Fasern wahrscheinlich mehr mit Correlation der allgemeinen Sensibilität der Schleimhaut und mit der Atmung als mit Geschmacksempfindungen zu tun hat.

Die Anordnung der motorischen Kerne der correspondierenden Wurzeln bietet nach dem was wir bei niederen Vertebraten gesehen haben, nichts überraschendes.

Wir finden doch bei den geschwänzten Amphibien genau dasselbe Verhalten als bei den Haien, da hier, wie dort, die motorischen Kerne des VII, IX und X eine continuierliche Zellsäule bilden, welche auf dem Niveau der sensibelen VII, IX und X Kerne sich ausdehnt, vielleicht nur der letzteren noch näher (d. h. lateraler) gerückt ist.

Bei den ungeschwänzten Amphibien aber ist ein Zustand vorhanden, der fast gänzlich mit demjenigen von Petromyzon übereinstimmt, indem dort nur die IX und X Kerne an der gemeinschaftlichen sensibelen VII—IX—X Säule entlang liegen und der motorische VII Kern seine Lage auf dem Niveau seines Wurzel-eintrittes behalten hat. Wie beim Neunauge liegt er dort in fast directem Anschluss an dem motorischen V Kern und dehnt sich caudalwärts nur sehr

wenig über das Niveau seines Wurzeintrittes aus (vergl. auch Röthig.¹⁾

Dass *Rana* darin eine grössere Uebereinstimmung zeigt mit *Petromyzon* muss zweifellos daran zugeschrieben werden, dass die sensible VII Wurzel hier wie dort soviel weniger entwickelt ist als bei Salamandrinen und der reflectorische, neurobiotactische Einfluss seines caudalen sensibelen Kernes auf der Lage dieser Zellen desto weniger bedeutend sein kann.

Schliesslich sei bemerkt dass zuerst bei den Amphibien die motorische spino-occipitale Zellsäule, woraus der XII Kern entsteht sich mehr frontalwärts ausdehnt und dadurch, obschon sie noch völlig continuell bleibt mit den medialen Zellen der Vorderhörner des cervicalen Markes, bereits den ersten Schritt ihrer Differenzierung als zukünftiger Cranial-nerv macht.

Reptilien.

Bei den *Reptilien* findet man ziemlich erhebliche Differenzen in dem Aufbau der viscerio-sensibelen Systeme je nachdem man Schildkröten, Crocodilier, Schlangen oder Eidechsen untersucht.

Es hat keinen Zweck hier die Verhältnisse bei allen vier Unterklassen eingehend zu erörtern. Ich werde daher nur den Bau der in Rede stehenden Systemen beschreiben für die Crocodilartigen (Hydrosaurier) und für die Eidechsartigen (Saurier) und wähle gerade diese weil dort die Verhältnisse am deutlichsten sind.

Beim Crocodil, zeigt schon das aussere Bild der Oblongata (Fig. 14) dasz hier ganz andere Systeme (V) überwiegen als bei den Fischen. Doch ist der IX und X bei den Crocodiliern ganz gut entwickelt und der letztgenannte Nerv giebt auch hier seinen Hautast (auricularis) an der descendierenden Trigeminuswurzel ab.

Alle IX und die grosse Mehrheit der X Fasern ziehen jedoch weiter dorsalwärts in die Oblongata empor und bilden teilweise den fasciculus solitarius, während ein anderer Teil der Fasern an der medialen Seite von diesem fasciculus umbiegt und in dem medial davon gelegenen Grau endet. (Siehe Fig. 16).

Vielleicht dasz einige sensible Fasern dieser Wurzeln ventralwärts unter den Boden des Ventrikels ziehen, zwischen dem Boden und dem motorischen dorsalen X Kern, jedoch ist die Zahl davon sicherlich sehr klein und nichtig, in Vergleich zu den fasciculus solitariusfasern und denjenigen zu dem diesen begleitenden dorsalen Grau. Man bekommt dabei auch noch den Eindruck dass die Mehrheit dieser spärlichen subventriculären Fasern, secondaire Neuronen aus dem grossen dorsalen Kern sind.

Dieser letztgenannte Kern, sowie das System des fasc. solit. wird caudalwärts erst bedeutend geringer und dann verschmelzen die

¹⁾ Contributions upon Neurobiotaxis. The motor nuclei in *Myxine*, *Cryptobranchus*, *Necturus*, *Rana fusca*. und *Bufo* Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, October 1913.

dorsalen Kerne der beiden Seiten mit einander und endet der inzwischen sehr verschmälerte fasciculus, teilweise in der commissura infima kreuzend auf dem Niveau direct hinter dem calamus scriptorius.

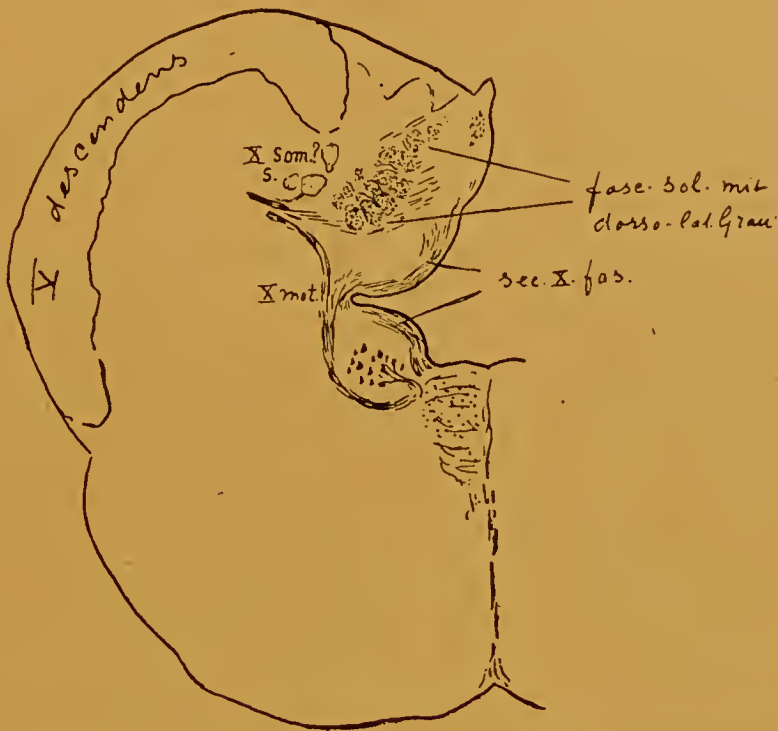


Fig. 16. X Wurzel und fasc. Solitarius bei Alligator Sklerops.

Obschon einzelne Fasern der absteigenden Wurzel sich caudal vom Calamus in das Rückenmark fortsetzen ist nicht mit Sicherheit zu eruieren, wie weit sie in die Medulla cervicalis absteigen.

Die Facialiswurzel ist beim Alligator kleiner als bei der gleich zu beschreibenden Varan. (Fig. 15), tritt auf demselben Niveau als der motorische VII ein, jedoch ziemlich viel dorsaler und ist von der letzteren durch eine Anzahl eintretender Vestibularisfasern getrennt.

An der dorso-lateralen Ecke des 4ten Ventrikels angekommen, biegt sie sofort caudalwärts um und zieht neben resp. unter den Boden nach hinten, um sich dann etwas frontal von dem Niveau des IX Eintrittes in den fasciculus solitarius zu verlieren. Ich habe darauf geachtet ob nicht einige der Fasern direct in den grossen dorsalen Kern übergehen, aber konnte diesbezüglich keine Sicherheit bekommen.

Inzwischen ist das Grau welches den Fascikel nach hinten begleitet continuierlich mit dem dorsalen Kern.

Ueber die entsprechenden motorischen Kerne siehe unten.

Vergleichen wir hiermit den Zustand bei *Varanus salvator*, eine sehr grosse Eidechsenart, dann fällt folgendes auf.

Eintritt von IX und X wurzeln is wie beim Alligator. Da die Wurzeln hier — wie dort — durch die ziemlich grosse absteigende V Wurzel nach oben gedrängt sind, liegt der Eintritt auch hier fast dorsal (Fig. 17). Die Abgabe von Vagusfasern an dem descendierenden V findet in üblicher Weise statt. Van den grösseren Rest der Wurzelfasern geht auch hier ein erheblicher Teil in den fasciculus solitarius an dessen Aufbau sicher sowohl IX wie X Fasern teilnehmen.

Ein Teil der Fasern endet aber ungefähr auf Eintrittsniveau jedoch nicht so sehr in einem dorso-lateralen Kern aber mehr in dem begleitenden Grau des Solitärbandels und in medialer Richtung unter dem Ventrikelboden, neben der Raphe, den motorischen Kern vom Ventrikel trennend (med. Bündel des fasc. sol. Fig. 17).

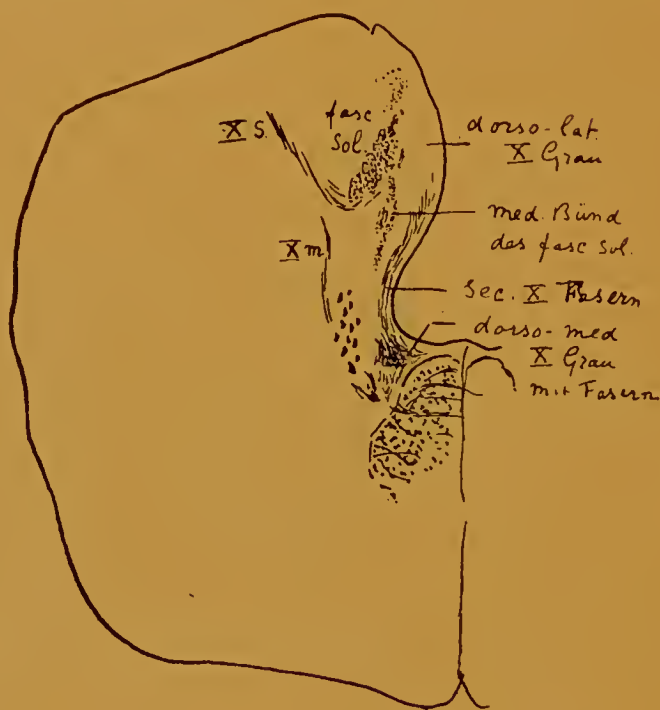


Fig. 17. X Wurzel Fasc. Solitarius und dorso-mediales X-Grau mit Fasernetz beim Varan.

Der Unterschied mit Alligator liegt vorzüglich darin dass beim Varan der dorsale Kern kleiner ist, die medialwärts unter den Ventrikelboden endenden Fasern reichlicher sind und das dorso-mediale X Grau mit seinem Fasernetz mehr entwickelt ist.

Uebrigens ist das Verhalten dasselbe.

Die sensible Facialiswurzel tritt gerade wie beim Alligator ein

(Fig. 15), wird von der motorischen Wurzel durch einen erheblichen Zwischenraum getrennt und macht einen ziemlich horizontalen Eintritt. Auch hier biegt die Wurzel nahe dem Ependym oberhalb der dorso-lateralen Ventrikelecke rückwärts und schliesst sich auf dem IX Niveau dem Solitärbündel an, in dessen begleitenden Grau sie sich bald erschöpft.

Bei beiden Reptilienarten finden wir also das absteigende Solitärbündel noch mächtiger entwickelt als bei den Amphibien namentlich beim Alligator ist es ganz starck entwickelt, obschon hier die Geschmacksknospen relativ sicher geringer sind als bei Amphibien. Es tritt — im Gegensatz den Fischen — bei den Reptilien sogar auf dem Vordergrunde in dem Bilde der sensibelen Glossopharyngeus und Vagusendigung.

Vieles spricht dafür (wie wir namentlich bei der Beschreibung der Vögel nochmals sehen werden) dass diese Bildung des Solitärbündels nichts mit dem Geschmack zu tun hat, sondern die gewöhnliche sensible Correlation mit spinalen Centren übermittelt. Es ist wahrscheinlich dasz der Geschmack in der Oblongata selber localisiert bleibt — wie es auch bei den niederen Vertebraten der Fall ist.

Als Kerne dafür kommen in Betracht sowohl das dorsale als das dorso-mediale sensible Oblongata Grau.

Dabei ist interessant dass, während bei den niederen Vertebraten (Haien) der dorso-laterale Kern enorm entwickelt ist und sich medialwärts über den motorischen Kern hin begebenden Fasern nicht oder kaum bestehen, dies beim Alligator auch noch der Fall ist, während beim Varan die medialen Fasern anfangen etwas reichlicher zu werden, und zuerst ein wirkliches mediales sensibles IX—X Fasernetzbilden.

Dieses *mediale sensible Grau* nimmt caudalwärts noch etwas zu in Umfang und ist auch bei der Commissura infima ziemlich gut entwickelt und kennbar durch sein feines aber deutliches Netz von markhaltigen Fasern.

Dort wo der XII Kern bereits in den Schnitten erscheint schiebt ein Teil des medialen sensibelen IX—X Kernes zwischen XII und motorischen X Kern ein, und verliert dort seine Individualität.

Ueber die entsprechenden motorischen Kerne kann ich mich kurzfassen. Der grösste Teil des X Kernes hat seine dorsale Lage behalten, liegt aber nicht mehr so nahe dem fasciculus longitudinalis posterior wie z. B. bei Haien. Es ist etwas lateraler, und vielleicht auch noch etwas dorsaler gerückt, näher dem dorso-lateralen sensibelen Kern. (Kern des Magens und der Speiseröhre S. Fig. 17).

Im hinteren Abschnitt des X Kernes fängt ein Teil der Zellen an ventro-lateralwärts zu migrieren und scheint den ersten Anfang des ventralen X Kernes zu bilden.

Der Glossopharyngeus kern ist mit dem Facialiskern vereint. Beide liegen beim Alligator ziemlich dorsal und frontal, beim Varan etwas mehr caudal und ventral.

Mit der Ausbildung der Musculatur der Zunge wird auch sein zentraler Kern etwas mehr typisch. Er ist aber noch continu mit dem medialen Zellen der Vorderhörner und liegt noch immer unterhalb der dorsalsten Bogenfasern der Oblongata (nicht darüber wie bei den Säugern).

Der Kern ist auch noch klein und wenig differenziert. Nun beim Chamaeleon findet man (de Lange) einen grösseren und mehr differenzierten XII Kern. Der obere Rand des XII Kernes kommt aber bereits in Berührung mit dem feinen Fasernetz des medialen sensibelen IX und X Kernes beim Varan.

Vögel.

Sehr lehrreich für eine richtige Würdigung der verschiedenen sensibelen Faserkategorien der hier behandelten Nerven ist das Studium der Vögel.

Wie ich bereits bemerkte bei der Besprechung der periferen Nerven und deren Endorgane, ist der Geschmack bei diesen Tieren sehr atrophisch, namentlich in dem proximalen Geschmacksgebiet, welches dem Facialis zufällt. Dementsprechend ist namentlich die sensibele Facialiswurzel sehr gering entwickelt. Ich werde hier die Verhältnisse skizzieren, wie sie beim Casuaris gefunden werden weil ich sie dort noch am deutlichsten fand, selbstverständlich soll dabei auch die Litteratur, welche jedoch sehr klein ist, berücksichtigt

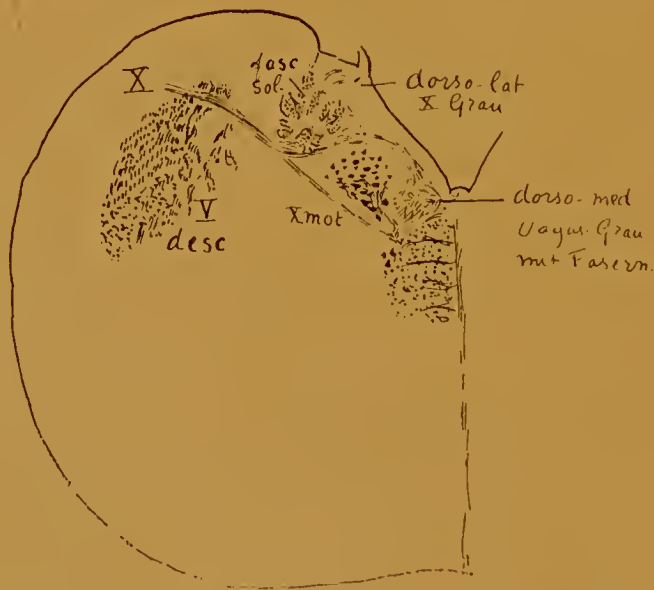


Fig. 18. Vaguswurzel, fascic. Solit. und dorso-mediales (Grau mit Fasernetz beim Casuar. (Ziemlich caudal). Neben dem fasc. long. posterior 3 XII Zellen.

Anfallend ist die mächtige Entwicklung der fasciculus Solitarius bei diesem an Geschmacksknospen armen Tiere.

werden (namentlich die Angaben von Brandis¹⁾, Cajal²⁾ und Mesdag³⁾).

Glossopharyngeus und Vagus treten ziemlich dorsal in die Oblongata ein und verlaufen medialwärts durch das obere Drittel der descendierenden V Wurzel, die vom X ihren üblichen Teil erlangt (Brandis).

Von den übrigen IX und X Fasern, welche ventro-medial weiter ziehen verliert sich nun meistens die Mehrzahl in den Solitärbündel, wobei zahlreiche IX Fasern kreuzen (Cajal). Das Solitärbündel ist bei den Vögeln im allgemeinen und namentlich beim Casuaris ganz mächtig entwickelt. (Siehe Fig. 18).

Cajal unterscheidet sogar an jeder Seite zwei Solitärbündel, wovon das dorso-laterale die Mehrheit der gekreuzten Fasern aufnimmt. Caudalwärts verschmelzen diese Bündel jedoch.

Bedenken wir nun dass der Geschmack gerade sehr gering entwickelt ist bei diesen Tieren, so liegt schon hierdurch die Vermutung nahe dass von allen sensibelen IX und X Fasern das Solitärbündel wohl am wenigsten zu tun hat mit dem Geschmack, eine Auffassung die auch an Sicherheit gewinnt durch die Ueberlegung dass ein Absteigen der Geschmacksfasern bis zum Cervicalmark gerade bei Vögeln nicht ohne weiterem begreiflich sein wurde⁴⁾.

Dieses wird, wie wir später sehen werden, auch noch durch einen Vergleich mit den Säugern wahrscheinlich gemacht.

So sind die correspondierende Durchschnitte von Casuaris (Fig. 19) und Kaninchen (Fig. 20) gleich gross. Bei der Casuaris ist aber das Solitärbündel grösser als beim Kaninchen. Bedenkt man nun dass die Zahl der Geschmacksknospen bei den Vögeln zu der beim Kaninchen sich verhält wie 100:17000, dann geht daraus bereits hervor dass irgend eine directe Relation zwischen Solitärbündel und Geschmack nicht wahrscheinlich ist.

Die solitären Fasern lassen sich bei Vögeln weit nach hinten verfolgen. Der grösste Teil ($\frac{3}{4}$) kreuzt in der Commissura infima und endet in dem Kern dieser Commissur. Ein anderer Teil dieser Fasern scheint jedoch weiter caudalwärts zu ziehen und sich im oberen Halsmark zu verlieren. (Brandis).

¹⁾ Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel, Teil II, Arch. f. Mikrosk. Anatomie, Bnd. 43

²⁾ Radiculares sensitivos entrecruzados del pneumogastrico y glossofaringeo. Trabajos etc. Tomo VII S. 273.

³⁾ Bijdrage tot de ontwikkelingsgeschiedenis van de structuur der hersenen bij het Kip-embryo. Dissertatie, Groningen, 1909.

⁴⁾ Bei denjenigen Teleostiern wo eine grosse Zahl der Geschmacksknospen auf den Brustflossen oder dem Körper localisiert sind wäre dies noch mehr denkbar als bei Vögeln.

Es ist bis jetzt nicht möglich gewesen secundäre Systeme dieser Fasern zu eruieren, zweifellos kommen solche aber aus dem Solitär-bündelkern hervor und werden mit Silbermethoden oder Marchi-degenerationen nachweisbar sein.

Oft schon die Mehrzahl der IX—X Fasern sich in diesem Bündel verliert, schlägt doch ein anderer, viel kleinerer Teil einen anderen Weg ein, und biegt sich, oft nachdem sie das Solitär-bündel eine kurze Strecke begleitet haben, an ihrer medialen Seite weiter dorsalwärts. Ein Teil dieser bulbären Endigungen zieht dorso-lateral und endet oder biegt caudalwärts um in der Nähe der descendierenden Vestibulariskerne — medio-dorsal von dem dorso-lateralen fasciculus solitarius. Dieser dorso-laterale Bulbärkern — sehr auffallend bei dem Crocodil (s.dort), ist jedoch bei Vögeln nur gering.

Ein grösserer Teil der IX—X Fasern verliert sich jedoch (namentlich beim Casuar) medialwärts zwischen Ventrikelboden und dorsalen motorischen Vaguskern und bildet medial von letztgenanntem Kern nahe der Raphe ein feines Fasernetz, das ich dorsomediales IX et X Fasernetz nennen möchte (siehe Fig. 18 und 19).

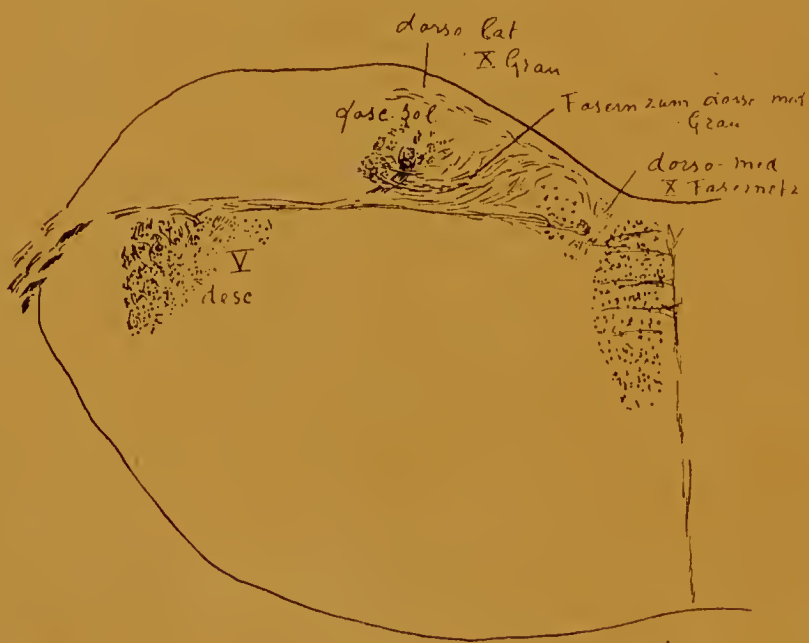


Fig. 19. IX Wurzel und fasc. sol. mit Fasern zum dorso-med. Fasernetz beim Casuar.

Dieses Netz ist bei der Casuaris viel deutlicher entwickelt als bei anderen Vögeln die ich untersuchte: Spheniscus, Colymbus, Ciconia, wo es kaum angedeutet war. Es wird beim Casuar caudalwärts grösser und ist auf dem Niveau der commissura infima unterhalb derselben noch deutlich entwickelt. Weiter nach hinten dehnt sich dieser medialer Kern aber nicht aus.

Wo der Hypoglossus in den Schnitten kommt, dehnt sich das sensible mediale Fasernetz etwas über ihn aus und keilt sich (mit vielen Fasern anderer Herkunft: *fibrae arcuatae dorsales*) zwischen ihm und dem dorsalen motorischen Vagus Kern ein. (Vergl. Fig. 18).

Es scheint mir möglich, auf Gründe die ich später weiter auseinander setzen werde, dass diese mediale bulbäre Endigung des Glossopharyngeus und Vagus die Mehrheit der Geschmacksfasern enthält und vielleicht diese Funktion teilt mit dem dorsolateralen bulbären Kern.

Die sensible VII Wurzel ist klein bei Vögeln, und wahrscheinlich noch mehr allgemein sensibel als gustatorisch in seinen Bestandteilen.

Bedenkt man doch dass die meisten Vögel nur 40—60 Geschmacksknospen haben und die grosse Mehrzahl davon noch in dem Glossopharyngeusgebiet liegt, dann bleiben für den Facialis höchstens etwa ein Drittel zur Innervation übrig.

Bedenkt man weiter die Möglichkeit dass verschiedene Geschmacksknospen, wenn sie wenigstens etwas zusammen gruppiert sind von Collateralen derselben Nervenfasern innerviert werden können, dann wird es wahrscheinlich dass die kleine VII Wurzel noch für einen beträchtlichen Teil aus rein tactilen Fasern besteht.

Dies' wurde dann auch die Endigung dieser Fasern in den fascic. solitarius erklären.

Bei seinem Eintritt ist der Nerv nicht so weit von der motorischen VII Wurzel geschieden als bei den Reptilien, wenigstens beim Varan der Fall ist. In der Oblongata selber biegt er sich aber bald mehr dorsalwärts von derselben ab und läuft an der lateralen Seite des Ventrikels nach hinten, um nach längerem Verlaufe sich dem fasciculus solitarius anzuschliessen.

Es ist möglich dass er dieses Bündel nur eine kleine Strecke begleitet und dann in den dorso-lateralen oder medialen sensiblen IX—X Kern eintritt. Sicherheit liess sich darüber aber nicht bekommen.

Es ist von grossem Interesse zu sehen welchen Einfluss die eigentümlichen sensiblen Verhältnisse dieser Nerven namentlich die Hypotrophie des VII auf die motorischen Kerne hat.

Bezg. den IX und X Kernen, kann ich kurz sein. Erstere liegt ganz, der zweite grösstenteils dorsal. Die Säule dehnt sich frontal- und caudalwärts ganz weit aus. Der Vagusabschnitt ist — entsprechend dem grossen Magen und dem musculösen Beimagen (Kropf) dieser Tiere — sehr gross (viel grösser als bei Reptilien). Vergl. Vermeulen.¹⁾

¹⁾ Vermeulen. Note on the size of the dorsal motor nucleus of the Xth nerve in regard to the development of the stomach. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. October 1913.

Während vom Glossopharyngeus bis jetzt keine nähere Differenzierung bekannt ist, kann man dies wohl vom Vagusabschnitt sagen.

Hinter dem frontalen Viertel der ganzen Säule, zeigt ein ventromediales Stück des Kernes, eine mehr oder wenige eigene Individualität. In erster Stelle dadurch dass diese Zellgruppe um denen es sich handelt von der medialen Seite her teilweise abgeschnitten wird von der Rest des Kernes, dann durch die durchschnittlich mehrere Grösse ihrer Elemente.

Caudalwärts wird diese Sonderung noch etwas deutlicher, doch gestaltet sich bei verschiedenen Vögeln verschieden.

Diese ventro-mediale Zellgruppe nähert sich dadurch mehr den noch mehr ventral gelegenen Hypoglossuskern --- ohne jedoch direct damit zu verschmelzen. Ich möchte diesen Kern Nucl. intermedius vagi bezeichnen, nach meiner Meinung ist dies der Anfang eines ventralen X Kernes.

Mehr caudalwärts, bei einigen Tieren teilweise, bei anderen ganz im Niveau dieser Sonderung fallend, aber frontal von der hinteren Grenze der unteren Olive bleibend, ist ein Stück des Vaguskerneln bedeutend mehr ventral, resp. ventro-lateral gekommen und stellt tatsächlich bereits den hinteren Abschnitt des ventralen Vaguskerneln dar.

Wir dürfen also dieses sagen: der motorische IX Kern liegt noch ganz dorsal, ein dorsaler motorischer Vaguskerneln ist auch mächtig entwickelt. Ein Teil des Vaguskerneln ist aber bereits ganz ventral resp. ventro-lateral gekommen, während ein anderer Teil des X Kernes (nucl. intermedius) im Begriffe steht sich auch in ventraler Richtung zu differenzieren.

Die meist auffallende Veränderung zeigt aber der motorische VII Kern, dessen Verhalten ein sehr deutliches Licht wirft auf die Bedeutung der Neurobiotaxis.

Wie wir bei der Besprechung dieses Kernes bei den niederen Vertebraten gesehen haben, wird dessen Lage sehr beeinflusst durch seine sensible Wurzel und deren Verbindungen.

Wir haben namentlich gesehen dass bei Tieren mit gering entwickeltem sensiblen Facialiskern, die motorischen VII Zellen ihre primitive Lage auf dem Wurzelniveau beibehalten, während sich bei stark entwickeltem caudalen sensiblen VII Kerne sie caudalwärts wandern und sich dem motorischen IX und X Kern anschliessen.

Dem entsprechend ist zu erwarten dass bei den Vögeln, wo der caudale sensible VII Kern so gering entwickelt ist auch die caudale Verlagerung des motorischen VII Kernes ausbleibt.

Dieses ist nun auch tatsächlich der Fall, ja es zeigt sich sogar dass der Kern etwas *frontalwärts* wandert und sich dem Trigeminskern anschliesst. Bedenkt man nun dass der motorische VII Kern der Vögel neben dem geringen Constrictor colli ¹⁾ hauptsächlich den hinteren Bauch des musc. digastricus innerviert dessen vorderen Bauch vom V innerviert wird, dann sieht man hierin wieder ein Beispiel davon wie reflectorische Aktion, d.i. sensible Reflexauslösung die Lage der Kerne beeinflusst. Für beide Teile des musculus digastricus doch gilt zweifellos der Trigeminus als reflexauslösendes Moment.

Was den Hypoglossuskern anbelangt, kann ich nur sagen, dass seine Lage wenig abweicht von der bei den Reptilien.

Hier wie dort hat der Kern sich noch nicht gesondert von den medialen motorischen Zellen der Vorderhörner und stellt er eine frontale Verlängerung davon dar, welche noch nicht die dorsale suprareticuläre Lage, wie sie bei Säugern vorkommt, erreicht hat.

¹⁾ Dessen motor. Kern liegt auch ventraler und verbindet sich nicht mit dem V kern.

Er steht in teilweiser Berührung mit dem medialen sensibelen IX—X Kern, der auch etwas beiträgt zu seiner Trennung vom dorsalen motorischen X Kern, die aber nicht überall ausgesprochen ist (s.o.). Der Kern innerviert die Zunge und namentlich den Syrinx und collaboriert wahrscheinlich mit dem nucl. intermedius X in der Lautproduction. (Syrinx mit Larynx).

Säugern.

Jetzt an dem letzten Abschnitt meines Thema's angelangt: dem Verhalten bei den *Säugern*, werde ich nicht die ganze einschlägige Litteratur besprechen, doch nur die Hauptdifferenzen mit den zuletzt besprochenen Vögeln betonen und diese Differenzen betrachten in Verband mit den periferen Unterschieden um dann zum Schluss die Bedeutung des verschiedenen Verlaufes und der verschiedenen centralen Endigungen der sensibelen X, IX und VII in den fünf Klassen der Vertebraten zu betrachten im Lichte der phylogenetischen Entwicklung ihrer periferen Verbreitung und ihrer centralen Correlationen.

Von den drei in die Rede stehenden Nerven führt auch bei den *Säugern* nur der Vagus noch Hautäste. Diese bilden den r. auricularis Vagi welche, entstehend aus dem ganglion jugulare die Haut des Ohrmuschels und des meatus audit. ext. innerviert.

Dieser Hautast wird vom Vagus intramedullair an der descendierenden Trigeminus wurzel abgegeben. Es muss hierbei allerdings bemerkt werden, dass bei *Säugern* keine Durchschneidungen vorliegen, welche mit Sicherheit beweisen dass es gerade dieser auricularis Ast ist, welche in den descendierenden V absteigt. Da aber bei niederen Tieren das Homologon dieses Auricularis mit Sicherheit durch die Vaguswurzel in den V descendens verfolgt ist, liegt kein Grund vor, darüber hier zu zweifeln.

Dass der Vagus nach seinem Eintritt in die Medulla Fasern an den descendierenden Quintus (oberer Teil) abgibt ist auch sehr deutlich von Cajal¹⁾ demonstriert. Auch Herrick²⁾ erwähnt sie für den Menschen.

Von den sensibelen IX Fasern begleiten nach Herrick diejenigen, welche die Tastempfindung der Hinter- und Mittelzunge ermitteln und dem ganglion superius IX entstammen auch die descendierende V Wurzel.

Tatsächlich hat Cajal bei der Ratte Glossopharyngeus fasern in den descendierenden V eintreten sehen. Es ist aber nicht mit Sicherheit zu sagen ob wir hier nicht mit Vagusfasern des auricularis zu thun haben, denn nach Wallenberg sollen sogar die Lingualisfasern des V sich dem fasc. solitarius anschliessen. Mit Hinsicht darauf ist ein Verlauf des r. lingualis IX in dem descendierenden Trigeminus wurzel nicht ohne weiterem Nachweis anzunehmen.

¹⁾ Cajal. Textura del Sistema nervioso del hombre y de los Vertebrados. Tomo II parte primera.

²⁾ Herrick. Tabel of cranial nervocomponents (Human); Chicago 1913.

Die übrigen sensibelen IX und X Fasern streben mehr dorsalwärts, und finden dort verschiedene Endigungsstellen; die Mehrzahl der Fasern biegt caudalwärts um (wahrscheinlich ohne frontale Dichotomie) und bildet das absteigende, solitäre Bündel. Nach einigen Autoren soll das Solitarbündel allein oder hauptsächlich aus IX Fasern bestehen (vergl. u. m. Forel¹⁾, Bechterew²⁾ und Brun³⁾, aber wahrscheinlicher (sicher bei niederen Tieren) enthält es auch X Fasern; (vergl. Kölliker⁴⁾, Bruce⁵⁾, Stuurman⁶⁾, Kosaka und Yagita⁷⁾.

Der fasciculus solitarius lässt sich caudalwärts weit verfolgen, ein grosser Teil ($\frac{3}{4}$) ihrer Fasern kreuzt in der commissura infima und endet dann auf der heterolateralen Seite in den Kern dieser Commissur (Cajal⁸⁾).

Diese Kreuzung wird nicht stets beobachtet oder erkannt an Weigert—Pal oder Marchi-preparaten, weil die Mehrheit der kreuzenden Fasern marklos ist bei den Säugern, oder jedenfalls sehr wenig Mark führt, entsprechend der Tatsache dass sie hier in den nucleus commissuras infimae ihre Endigung finden.

Ein Teil des Bündels ($\frac{1}{4}$) steigt ungekreuzt etwas weiter caudalwärts in das Cervicalmark ab.

Es ist nicht genau bekannt bis wie weit diese absteigenden Fasern reichen. Sicher ist dass sie (bei der Maus und der Katze) noch anwesend sind weit caudal von der Hinterpole des nucleus cuneatus (Cajal⁹⁾). Sie dürften vielleicht ins 2te Halssegment hineinreichen.

Der fasciculus solitarius wird in der Oblongata von einer Säule grauer Substanz begleitet, wovon der grössere Abschnitt, an der

¹⁾ Forel. Kerne des Glossopharyngeus und des Trigeminus. Zentrallblatt f. Nervenheilkunde, 1893.

²⁾ Leitungsbahnen.

³⁾ Ein Fall von doppelseitigen symmetrischen Erweichungscysten im Verlängerten Mark. Arbeiten au dem Hirnanatomischen Institut in Zürich, Heft VI.

⁴⁾ Handbuch der Gewebelehre.

⁵⁾ On the dorsal or so called sensory nucleus of the IXth nerve. Brain Vol. 21, 1898.

⁶⁾ Over den oorsprong van den Nervus Vagus bij het konijn. Diss. Amsterdam, 1913.

⁷⁾ Experimentelle Untersuchungen über den Ursprung des N. Vagus und die centralen Endigungen der dem plexus nodosus entstammenden sensibelen Vagusfasern, sowie über den Verlauf ihrer secundairen Bahn. Okayama Igakkwai Zasshi. 1905, No. 188.

⁸⁾ Na Cajal sollen von dem Nucleus commissurae infimae sich Fasern an der medialen Schleife anschliessen und dürften wir hierin eine aufsteigende Bahn zum Grosshirn erblicken.

⁹⁾ Cajal. Sistema nervioso del hombre de los vertebrados Tomo II. S. 69.

medialen Seite davon gelegen, als *nucleus fasc. solitarii* bekannt ist, während den ihm an der lateralen Seite begleitenden Kern von Kohnstamm und Wolfstein¹⁾ als *nucleus parasolarius* bezeichnet wurde. Dieser laterale fasciculus solitarius Kern aber wurde von Kosaka und Yagita nur beim Hunde — nicht beim Kaninchen wahrgenommen. Kohnstamm beschreibt ihn jedoch auch für das Kaninchen. Der *nucl. fasc. solitarii* ist continuell mit dem sensibelen latero-dorsalen Abschnitt des dorsalen Vagusernes.

Der *nucleus parasolarius* soll nach Kohnstamm Zellen enthalten deren Neuraxen in Verbindung stehen mit Zellen der lateralen formatio reticularis die ihrerseits absteigenden Bahnen zum Rückenmark, aussenden (fasciculus Thomasi: Thomas²⁾, Lewandowsky³⁾, Kohnstamm). Nach Rothmann's⁴⁾ Experimenten verläuft dieser Bahn hauptsächlich im Vorderseitenstrang für so weit die Innervation des Zwergfelles anbelangt. Diejenige für die Thoraxathmung soll zum grössten Teil durch den lateralen Abschnitt des Vorderstranges ziehen. Kosaka und Yagita erwähnen eine caudale Bahn, welche ihrer Ansicht nach direct aus der Umgebung des Solitarbündels caudalwärts zieht in die doppelseitigen dorsalen und praedorsalen Bündel um dann in die Vorderstränge des Rückenmarks zu verlaufen, mindestens zum 4ten Cervicalsegment (N. phrenicus Ursprung) und der Respiration dienen soll.

Bedenkt man nun dass der fasciculus solitarius nebst Fasern des ganglion jugulare auch solche des g. nodosum enthält und neben sensibelen Fasern des Magens, Oesophagus und Pharynx solche der Schleimhaut der Larynx, Trachea und der Bronchien (Kosaka und Yagita) führt, dann bestätigt sich die bereits oben ausgesprochene Meinung dass die absteigenden Wurzelfasern mit der allgemeinen Sensibilität der oberen Eingeweide, namentlich auch mit deren Einfluss auf die Athmung zu tun haben und nicht, oder wenigstens nicht in erster Stelle Geschmacksfasern sind, umsomehr als der Vagusanteil an dem Solitarbündel sicher recht erheblich ist und der sensibele X sehr wenig Geschmacksknospen innerviert (bloss einige durch den laryngeus superior).

¹⁾ Kohnstamm und Wolfstein. Versuch einer physiologischen Anatomie der Vagusursprünge. Journal für Psychologie und Neurologie, Bnd. VIII, 1907.

²⁾ Journal de Physiologie et de Pathologie générale 1899.

³⁾ Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri. S. 115, Fischer, Jena 1904.

⁴⁾ Rothmann. Ueber die Spinalen Athmungsbahnen. Archiv. f. Anat. und Phys. Physiol. Abteil. 1902. S. 11.

Soweit was den fasciculus solitarius anbelangt. Die Endigung von IX und X Fasern in den fasciculus solitarius und dessen Kerne ist jedoch nicht die einzige.

Es giebt ausser diesem, gerade wie beim Casuar, noch zwei andere Endigungen: den dorso-lateralen Kern und den dorso-medialen Kern; beide sind bis jetzt nur wenig beachtetet.

Ein Teil der sensibelen Wurzelfasern dieser Nerven verläuft nämlich an der medialen Seite des fasciculus solitarius entlang weiter dorsalwärts. Von diesem Teil streben einige in dorso-lateraler Richtung weiter — gerade wo dies so ausgesprochen deutlich war beim Crocodil.

Sie enden in dem Kern welche man gewöhnltch als eine caudale

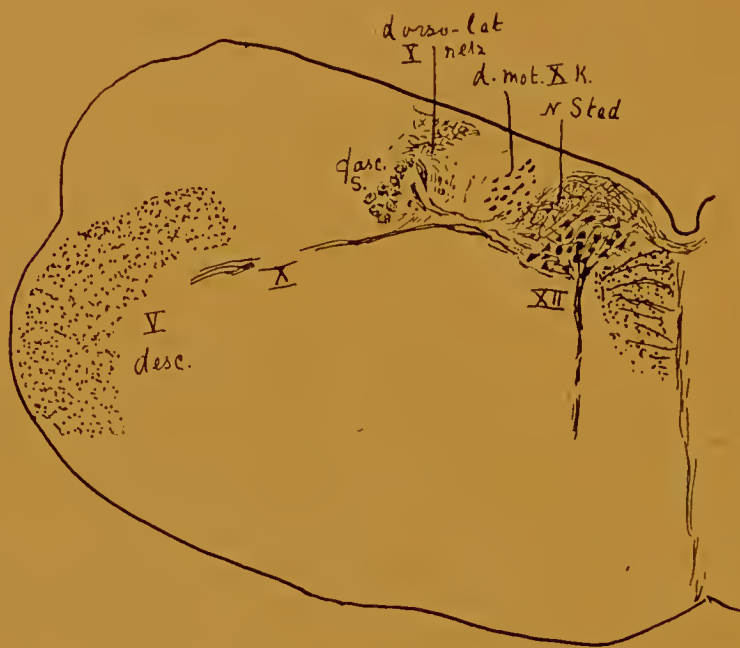


Fig. 20. X Wurzel, fasc., Sol., nucl. Staderini und nucl. fun. teretis beim Kaninchen.

Fortsetzung des nucleus triangularis betrachtet, und dies teilweise auch ist. Dieser absteigende Teil des Triangular Kernes ist aber, wie bereits van Sala nachgewiesen wurde, sicher nicht nur ein absteigender Vestibulariskern, aber bekommt in ihren medialen Abschnitten eine nicht so ganz kleine Zahl von Wurzelfasern des IX—X Systemes, wie bereits Stilling vermuthete (c.t.n. Luna) der den lateralen Teil des nucl. Triangularis als Kern des IXten Nerven betrachten wollte, was auch von Staderini möglich geachtet wird.

Diese Autoren dachten dabei aber an motorischen Wurzelfasern dieser Nerven, was van Luna zwar möglich geachtet wird aber doch bezweifelt (l.c. cit. infra).

Meines Erachtens darf man den absteigenden Triangular Kern,¹⁾ etwa auf dem Niveau wo ihre Vereinigung mit den nucl. intercalatus stattfindet, teilweise als ein sensibeles Areal des IX—X systemes betrachten, analog dem dorso-lateralen Kern de Reptiliën.

Während aber der dorso-laterale IX—X Endkern beim Alligator ganz erheblich entwickelt ist und dadurch gegen die übrigen Strukturen in der dorso-lateralen Ecke der Oblongata ungefähr begrenzt werden kann, ist so weit mein Material reicht, eine genaue Abtrennung des IX—X Abschnittes dieser Abteilung bei den Säugern ohne weiterem nicht möglich.

Diese dorso-laterale Faserabgabe findet namentlich auf frontalen Schnitten der IX—X Region statt.

Ein anderer Teil der sensibelen Fasern läuft in dorso-medialer Richtung weiter um in den nucleus intercalatus von Staderini²⁾ einzudringen. Es dürfte sein dass es sich hier um die fibrae transsolitariae von Kohnstamm und Wolfstein handelt, welche auch in der Figur 7 und 9 (l.c.) dieser Autoren medialwärts in dorsaler Richtung dem supra reticulären Teil der Oblongata zustreben. Eigenthümlicherweise verlaufen die meisten Fasern bei den Säugern ventral vom motorischen dorsalen X Kern, während sei beim Varan und Casuar oberhalb dieses Kernes, zwischen ihm und dem Ventrikel boden zu den entsprechenden Kern liefen.

Ich finde auch in der Arbeit Fuses, (Fig. 8 s. 227) die intercalatus Wurzelfasern des IX und X ventral vom motorischen Kern gezeichnet.

Diese Differenz im Verlaufe der medialen sensibelen IX—X zu den Staderinischen Kern und ihr Analogon bei der Submammalier

¹⁾ Nach Bceindigung meines M. S. empfang ich die interessante Darstellung Fuses, dessen Angaben völlig stimmen mit meinen Befunden. (Vergl. Arbeiten aus dem Hirnanatomischen Institut der Universität in Zürich, Heft VII, 1913, S. 217). Auch dieser Autor erwähnt auf S. 229: „es trennen sich vom tr. solitarius in Masse Fasern die dem anatomischen Augenschein nach in den ventralen Abschnitten der J. A. K resp. im deren grauen Balken und in das benachbarte Gebiet des Triangular Kernes übergehen“. Fusc läst sich nicht darüber aus ob diese Fasern Wurzelfasern des sensibelen IX—X Systemes sind oder secundäre Neuronen des fasciculus Solitarius. Ich bekomme aber den Eindruck dasz auch er diese für Wurzelfasern hält.

²⁾ Vergl. hierzu die Original Mittheilungen von Staderini; *Monitore Zool. Italiano* 1894 Anno V und 1896 Anno VII; *Internat. Monatschrift f. Anat. und Phys.* 1895, Bnd. XII und 1896, Bnd XIII; *Anat. Anzeiger* 1898, Bnd. XIV, 1906, Bnd. XXIX und 1907, Bnd XXX.

musz zweifellos dadurch erklärt werden, dass nicht nur der Verlauf dieser Fasern sich geändert hat sondern auch die Lage des motorischen dorsalen Vagus Kernes bei den Säugern eine viel mehr laterale geworden ist, wie eine Vergleichung sofort zeigt (vergl. Fig. 18 und 20) Dass übrigens, der nucleus intercalatus sensible IX—X Wurzelfasern bekommt hat auch bereits Brun ausdrücklich betont auf Grund von Wurzeldegenerationen des IX und X, (l. c.).

Diesen Faserverlauf konnte ich am schönsten beobachten bei den Edentaten; Tamandua und namentlich bei dem Ameisenfresser *Myrmecophaga jubata*, wo in wenigen oft ein Paar Schnitten der Uebergang von sensibelen IX—X Fasern in den nucleus intercalatus von Staderini ersichtlich war.

Bei diesen Tieren war auch der Verband dieses Kernes mit dem Hypoglossus kern besonders deutlich, indem ein Teil des Hypoglossus Kernes in den nucleus intercalatus eingeschoben war.

Der nucleus intercalatus oder dorso-mediales sensible IX—X Netz dehnt sich bei diesen Tieren, im Allgemeinen bei Säugern, recht weit caudalwärts aus. Er liegt nicht nur intercaliert zwischen X und XII Kernen sondern dehnt sich in dem Gebiet des nucleus f. teretis medialwärts aus, den Hypoglossus Kern wie eine Kappe bedeckend, sodass in hinteren Abschnitten die beiderseitigen intercalati an einander stossen und Fasern austauschen (Fig. 20). N. intercalati und fronteretis sind hier nicht zu trennen.

Frontalwärts vereint sich der dorso-mediale IX—X Kern mit dem dorso-lateralen IX—X Kern, wodurch auch ihre Verwandtschaft demonstriert wird. 1) Secundaire Fasern vom dorso-lateralen oder triangulären IX—X Kern zum dorso-medialen IX—X Kern, wie sie beim Alligator in spärlicher Zahl vorkommen, habe ich bis jetzt bei Säugern nicht mit Sicherheit beobachten können 2). Der Zahl der Markfasern in Staderini's kern scheint mir aber zu gross um nur von den relativ spärlichen sich darin verlierenden Wurzelfasern zu kommen.

Der VII Eintritt dorsal von der motorischen Wurzel, ihr Verlauf nach hinten etwas dorsal vom Grau der descendierenden Trigeminiwurzel ist bekannt (vergleiche u. m. Cajal). Nach den Angaben der

1) Vergl. hierzu auch Luna: Zur Morphologie und zur Entwicklung des Nucl. intercalatus (Staderini). Folia Neurobiologica, Bnd. IV, Bnd. 242.

2) Dies liegt wohl daran dass ich nur niedere Säuger untersuchte denn wie ich sehe nach Darstellung dieses M. S. ist das Bündel von Faser beobachtet, der sie als ziemlich compactes Triangularis-intercalatus Bündel namentlich beim Menschen beschreibt: Beiträge zur Anatomie des Bodens des IV Ventrikels. Arbeiten aus dem Hirnanatomischen Institut in Zürich, Heft VIII, 1914.

Autoren soll sie sich ganz dem fasciculus solitarius anschliessen. Ob dieser Anschluss für eine längere Strecke gilt, oder ob der Nerv sich bald in dem umgebenden Grau, oder vielleicht sogar teilweise in den dorsaleren Kernen auflöst, darüber ist nichts mit Sicherheit bekannt.

Der Nerv führt jedenfalls ausser Geschmacksfasern auch tactile Fasern der Zunge (Cushing, Oppenheim) wie dadurch bewiesen wurde dass bei V Exstirpation die Zungenspitze ihre Empfindlichkeit für tactile Reize teilweise behalten kann.



Fig. 21. Verhalten der lingualis Fasern des Trigemini zum fasciculus solitarius beim Menschen.
(Von der descendierenden V Wurzel sind nur die Fasern des dritten Astes punctiert, S. f. = fasc. Sol.)

Schliesslich möchte ich hier noch erwähnen dass nach den Wahrnehmungen von Wallenberg sich auch die Fasern des ram. lingualis V dem fasc. solitarius (beim Menschen) anschliessen (Fig. 21).

Dies beweist natürlich keineswegs dass der ramus lingualis des Trigemini Geschmacksfasern enthält, eher das umgekehrte, denn ich habe bezüglich des solitären Bündels bei der Besprechung seiner secundären Verbindungen bereits darauf hingewiesen dass es hier wahrscheinlich in erster Stelle um allgemein sensible Fasern handelt.

Die ganze Phylogenese des Bündels spricht auch dafür dass es mit der allgemeinen Sensibilität der Luftwegen zu thun hat und namentlich mit der Lungenatmung in Verbindung steht weil wir es erst dann in seiner typischen Ausbildung vorfinden wenn die Kiemenathmung von der Lungenatmung ersetzt wird, und seine Fasern bei einigen Tieren bis zum Anfang des dritten Spinalsegmentes verfolgt sind. Hierbei kommt dass physiologisch der Einflusz der periferen Reizung des N. lingualis V, des IX und des X auf der Atmung eine anerkannte Tatsache ist, wie namentlich aus den Ver-

suchen von van Melle, ausgeführt in Winkler's Laboratorium bewiesen wurde.¹⁾ Dass es nicht ein spezifisches System für die Geschmacksempfindung ist geht den folgenden Tatsachen hervor:

1⁰. Die Tatsache dass auch der Vagus, der kaum Geschmacksknospen innerviert bei manchen Tieren einen so erheblichen Anteil nimmt in seinem Aufbau und zwar gerade an seinen am meisten caudalwärts absteigenden Fasern.

2⁰. Dem fasciculus Solitarius schliessen sich beim Menschen (Wallenberg) lingualis fasern des Trigemini an, während eine Geschmacksinnervation durch den V nach denjenigen, welche diesen Punkt am besten untersucht haben (Cushing, Davies) sehr unwahrscheinlich ist.

3⁰. Bei der Besprechung der Verhältnisse bei den Vögeln habe ich bereits darauf hingewiesen dass es beim Casuar (auch relativ) grösser ist als beim Kaninchen, während die Geschmacksknospen der Vögel zu denen der Kaninchen sich verhalten wie etwa 100:17.000.

4⁰. Schliesslich wissen wir durch vergleichende Untersuchungen bei niederen Tieren dass Hypertrophie des Geschmacks gerade zusammen geht mit Hypertrophie der bulbären Kerne, nicht mit Bildung von absteigenden Fasern, die gerade dort wo der Geschmack am meisten entwickelt ist, fehlen.

Wir werden wohl nicht Fehl gehen wenn wir auch bei Säugern als Hauptcentrum des Geschmacks die bulbären VII-IX-X Kernen ansehen. Schwierig — unmöglich bis jetzt — ist aber die Entscheidung welchem der zwei bulbären Systemen die Hauptfunktion in dieser Hinsicht zufällt: dem dorso-lateralen (der bei den Fischen z. B. bei den Haien die wichtigste Rolle spielt) oder dem dorso-medialen oder Staderini'schen Kern.

Angesichts der Tatsache aber dass beim Crocodil, wo der Geschmack namentlich auf der Zunge noch relativ wenig entwickelt ist, (viel weniger als bei den Säugern) der dorso-laterale Kern noch grösser ist, während bei den Säugern sicher der Staderini'sche Kern die grösste Ausdehnung besitzt, dürfte uns da zu führen bei den Säugern jedenfalls dem letzteren die Hauptfunktion namentlich f. d. Geschmack der Zunge zuzuschreiben.

Als Argument zu Gunsten hiervon darf auch angeführt werden dass unter den Säugern der Staderini'sche Kern ganz mächtig entwickelt ist bei den Rodentien, deren Zunge so reich ist an Geschmacksknospen, während der Kern sehr dürftig ist beim fast geschmackslosen Delphin.

¹⁾ Verslagen v. d. Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, April, 1900.

Dieses würde dann auch erklären weshalb der nucl. Staderini bei den niederen Tieren, wo eine wirkliche Zunge fehlt, nicht vorkommt.

Die Lage des Staderinischen Kernes, zwischen dem motorischen Centrum des Magens (nucl. mot. dors. X) und der Zunge spricht auch sehr für diese Auffassung.

Diese Verhältnisse sind sehr charakteristisch und ein lebhafter Ausdruck des neurobiotactischen Einflusses der sensibelen Neuronen auf motorischen Zellen.

Von den motorischen IX und X Zellen haben, in soferne wir mit einiger Sicherheit sagen können, nur die motorischen Centren der ungestreiften Muskulatur des Oesophagus, des Magens und der Lunge ihren dorsalen Platz behalten (vergl. Kosake und Yagita, Stuurman, Vermeulen und andere). Die einzige Differenz, welche ihre Lage aufweist mit der bei den Submammaliern ist diese dass sie bei den Mammaliern mehr lateral liegen, dem lateralen sensibelen Kern genähert, womit sie hier völlig verwachsen sind. (Vergl z. B. Fig. 1 mit Fig. 20).

Ob dies nur durch die neurobiotactische Annäherung an den lateralen sensibelen Kern erklärt werden muss, oder auch dadurch dass der ganz dorsal gekommene Hypoglossus Kern und der stark vergrösserte Nucl. intercalatus sie von der Medianlinie abdrängen, kann vorläufig nicht ausgemacht werden. Beide Factoren dürfen dabei eine Rolle spielen. Die Ursache, weshalb die Centren der gestreiften Glosso pharyngeus und Vagusmuskulatur. (Pharynx oberer Oesophagus und Larynx) mitsamt, wie es scheint der Herz Kern, ventralwärts gelagert sind, ist bis jetzt unbekannt. Dass es neurobiotactische Einflüsse sind ist jedoch nach Analogie anderer Verlagerungen als vollkommen sicher zu betrachten.

Sehr einleuchtend ist dagegen neben der dorsalen Lage des Magencentrums in der Nähe ihrer sensibelen und der Geschmacksfaserendigung die Lage der Speichelsecretorischen Centren. Nach den interessanten Untersuchungen von Yagita und Hayama finden sich diese Centren in dorsaler Lage in der Nähe des Frontalpoles des sensibelen VII—IX Kernes, d.i. also in der Nähe von denjenigen Nerven, welche den Geschmack innervieren, und wovon Kollateralen oder Schaltneuronen die Speichelsecretion direct beeinflussen dürfen. Dabei bildet das Speichelcentrum der Chorda tympani (VII) mit dem das N. Jacobsohni (IX) eine gemeinsame Zellgruppe wie wir es auch wahrnehmen bei denjenigen Tieren wo noch die ganze VII und IX Muskulatur unter dem directen Einfluss der entsprechenden sensibelen Wurzelkerne functionierte. (Haie).

Von grossem Interesse ist auch die Lage des XII Kernes, welche hier eine Topographie angenommen hat, die ganz abweichend ist von derjenigen bei den Reptilien und Vögeln und eine frappante Illustration neurobiotactischer Einflüsse liefert.

Während doch bei den genannten Tieren dieser Kern noch nicht ganz gesondert war von den cervikalen Vorderhörnern und in seinem Verhalten zu den fibrae arcuatae dorsales die primitive Lage unterhalb derselben innegehalten hat, finden wir bei den Säugern den Kern als völlig differenzierte Säule abgetrennt vom Vorderhorngrau und so weit frontalwärts verschoben dass seine Vorderspitze fast mit der vordern Spitze des dorsalen X Kernes zusammenfällt während er ursprünglich (beim Neunauge) nur bis zum hinteren Spitze derselben reicht. Dabei sind seine Zellen grösstenteils oberhalb der dorsalen Bogenfasern gekommen, teilweise vom nucleus dorsomedialis IX und X (nucl. Staderini) umgeben, teilweise förmlich dazwischen liegend.

Eine mehr auffallende Annäherung motorischer Zellen an das sensible Centrum, welches die Oberfläche ihres Organes und deren Umgebung (Rachen etc.) innerviert, ist wohl kaum zu erwähnen.

SCHLUSSFOLGERUNGEN.

1°. Beim Studium der sensibelen VII, IX und X Wurzeln ist zu bedenken dass diese dreierlei Componente führen können:

- a. sensible Hautäste;
- b. sensible Schleimhautäste;
- c. Geschmacksfasern;

2°. Die sensible Hautäste der VII und IX sind wahrscheinlich nur vorhanden bei Cyclostomen, einigen Selachiern und Amphibien ¹⁾. Der sensible Hautast des Vagus bleibt bis zum Menschen als *Ramus auricularis vagi* (des ganglion jugulare) bestehen.

3°. Die Hautäste des VII, IX und X fügen sich (wo sie vorkommen) in der Oblongata der descendierenden Trigeminiwurzel zu.

4°. Die sensibelen Schleimhautfasern und die Geschmacksfasern sind central nicht oder nur annähernd voneinander zu trennen.

5°. Die ursprüngliche Endigung der sensibelen IX und X Fasern ist hauptsächlich direct, d. i. nahe dem Niveau ihres Eintrittes in der Oblongata. Zu diesem Centrum steigt die sensible VII Wurzel ab. Dieser Zustand ist überwiegend bei allen Fischen.

Die Ausbildung überwiegend absteigender Wurzelfasern des IX und X findet erst statt bei den Amphibien, tritt dann sehr auf den Vordergrund bei den Reptilien und wird bei Säugern und namentlich bei Vögeln sehr auffallend.

6°. Diese spezielle Sonderung absteigender visceraler Fasern hat nicht in erster Stelle mit der Geschmacksfunktion zu tun weil:

- a. bei Tieren mit Hypertrophie des Geschmacks gerade die örtlichen Oblongatakerne des IX und X hypertrophieren, und weil,
- b. die absteigenden Solitariusfasern am auffallendsten sind bei Vögeln, welche den meist atrophischen Geschmack haben von allen Vertebraten.

7°. Die Ausbildung der absteigenden Bahn des fasciculus solitarius hängt wahrscheinlich zusammen mit allgemeiner Schleimhautempfindung der oberen Eingeweide, auch mit derjenigen, welche von den Athemwegen herrührt. Dies wird dadurch bewiesen dass:

A. die Bildung eines richtigen fasc. solitarius IX et X erst auftritt bei den Tieren wo die Kiemenathmung von der Lungenathmung ersetzt wird. B. Ein Centrum der Lungenathmung vorkommt im 4ten Cervicalsegment (N. phrenicus: Diaphragma) und im Thorakalmark.

¹⁾ Bezügl. den Ganoiden, siehe Kingsbury (l. c.)

Mit Hinblick hierauf ist es wichtig dass nach gewiesen wurde dass:

Io. sensible Fasern der Luftwegen absteigen in den fasciculus solitarius,

IIo. dieses Absteigen bei einigen Tieren bis ins 3te Cervicalsegment verfolgt ist,

IIIo. secundaire absteigende Neurone von der Umgebung des fasciculus solitarius bis mindestens zum 4ten Cervicalsegment absteigen.

So. Die Geschmacksfasern bleiben auch bei höheren Vertebraten (Mammalier) wahrscheinlich in den bulbären Kernen lokalisiert und zwar dürfte von den dorso-lateralen und den dorso-medialen (oder-
Staderinischen) Oblongata Kernen dem letzten die grösste Bedeutung zukommen als Centrum des Geschmacks. Es ist nämlich auffallend dass dieser Staderinische Kern erst bei denjenigen Tieren zur völligen Ausbildung gelangt, wo die Zunge das exquisite Explorations organ des Geschmacks wird, n.l. bei den Säugern. Er fehlt ganz bei Tieren ohne Zunge (Fischen) und ist bei Tieren mit vielen Geschmacksknospen auf der Zunge (Rodentia) viel grösser als bei denjenigen, wo der Geschmack der Zunge altrophisch ist (Cetaceen). In dieser Hinsicht ist auch seine Topographie zwischen dem motorischen Zungenkern und motorischen Magenkern wichtig.
